Untersuchungen an Isopodenaugen

(unter besonderer Berücksichtigung der blinden Arten).

Mit 27 Abbildungen im Text und 2 Tafeln

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Gustaf de Lattin
aus Wolfenbüttel

Tag der mündlichen Prüfung: 18. Mai 1938
Tag der Promotion: 6. Februar 1939

1939

Untersuchungen an Isopodenaugen

(unter besonderer Berücksichtigung der blinden Arten).

Mit 27 Abbildungen im Text und 2 Tafeln

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Gustaf de Lattin
aus Wolfenbüttel

Tag der mündlichen Prüfung: 18. Mai 1938
Tag der Promotion: 6. Februar 1939

1939

Referenten: Prof. Dr. P. Hertwig
Prof. Dr. F. Seidel

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Abdruck aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 65. Abt. f. Anatomie. 1939.
Begründet von J. W. Spengel.
Herausgegeben von M. Hartmann in Berlin-Dahlem u. R. Hesse in Berlin-Frohnau.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lippert & Co. G.m.b.H., Naumburg (Saale)
Printed in Germany

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

A. Einleitendes und Literaturübersicht 418
B. Material und Technik 419
C. Oniscoidea 420
1. Trichoniscidae 420
a) Die *Trichoniscus*-Gruppe 421
b) Die *Haplophthalmus*-Gruppe 425
c) Die *Androniscus*-Gruppe 427
d) Die *Titanethes*-Gruppe 428
1. *Titanethes dahli* Verh. 428
2. *Titanethes albus* Koch. 431
3. *Illyrionethes strasseri* Verh. 432
2. Oniscidae und Porcellionidae 435
a) Geäugte Arten 436
1. *Porcellio scaber* Latr. 436
2. *Porcellio laevis* Latr. 441
3. *Oniscus asellus* L. 442
b) Blinde Formen 442
1. *Platyarthrus hoffmannseggi* Brandt 442
D. Asellota 445
1. Asellidae 445
1. *Asellus aquaticus* L. und *Asellus remyi* Monod. 445
2. *Asellus cavaticus* Schiödte 446
3. *Asellus aquaticus* L. subsp. *cavernicolus* Rac. 452
E. Diskussion 457
F. Zusammenfassung 465
Literaturverzeichnis 467

A. Einleitendes und Literaturübersicht.

Während wir über die Augen der meisten Crustaceen-Gruppen durch eine ganze Reihe von eingehenden Arbeiten gut orientiert sind, ist über die Isopoden in dieser Hinsicht noch verhältnismäßig wenig bekannt. Vor allem fehlt es bislang fast gänzlich an Untersuchungen über die Art und den Grad der Augenreduktion bei den zahlreichen blinden Formen dieser Ordnung. Die vorliegende Arbeit soll daher vor allem dazu beitragen, diese Lücke zu schließen; außerdem sollen noch einige Unklarheiten, die sich über blinde Isopoden in der Literatur finden, richtig gestellt werden.

Da es hauptsächlich auf die reduziertäugigen Formen ankam, wurden normal geäugte Arten nur des Vergleichs wegen untersucht und aus diesem Grunde die Valvifera, die keine Höhlenformen aufweisen, und die parasitischen Epicaridea unberücksichtigt gelassen. Auch auf eine Bearbeitung der Flabellifera mußte leider verzichtet werden, da die Beschaffung gut fixierten Materials auf große Schwierigkeiten stößt und sich die alkoholfixierten Sammlungsexemplare als ungeeignet erwiesen.

Was die Literatur über das Auge der Asseln anbetrifft, so hat sich wohl als erster BEDDARD (1888) mit den Cymothoiden befaßt. Über dieselbe Gruppe hat dann noch EGGERTH (1927) einen interessanten Beitrag gebracht, in dem er die Verhältnisse der ontogenetischen Augenreduktion bei der Geschlechtsumkehr von *Cymothoa* klarlegt. Über die Augen der Oniscoidea existieren einige Angaben von HESSE (1903) über *Oniscus* und *Porcellio* und von HENKE (1935) über *Armadillidium*, die sich aber auf kurze Notizen über Anzahl der Retinulazellen und Stellung der Ommen beschränken [1]).

Über die Verhältnisse der sogenannten augenlosen Arten hat als erster PACKARD (1884, 1888) in einer umfassenden Arbeit über *Caecidothea stygia* und *Asellus communis* berichtet. Nach seinen Ergebnissen ist die Reduktion des Auges bei *Caecidothea* nahezu vollständig. Zwar findet sich an der entsprechenden Stelle noch ein aus wenigen Zellen bestehendes Rudiment, aber Kristallkörper, Sehnerv und selbst der Lobus opticus sind völlig geschwunden. In diesem Zusammenhang ist auch die Arbeit von WENIG über Sinnesorgane bei Isopoden (1903) zu erwähnen, da die von ihm dort beschriebenen Statocysten — jedenfalls was die Trichoniscid en be-

1) Die Arbeit von S. WOLSKY, Adatok a szarazföldi Isopodak szemének ismeretéhez, Kir. Magyar. Egyet. Nyomda, 8, 1928, konnte ich leider nicht mehr berücksichtigen, da sie mir zu spät bekannt wurde und zudem in magyarischer Sprache erschienen ist. Es werden die Augen einiger sehender Oniscoideen behandelt.

trifft — in Wirklichkeit die reduzierten Augen dieser Asseln darstellen, wie ich im folgenden zeigen kann.

Neuerdings hat sich Kosswig (1935—1937) in mehreren Arbeiten mit der istrianischen Höhlenrasse *cavernicolus* von *Asellus aquaticus* befaßt und ist hier zu sehr bemerkenswerten, neuen Resultaten gekommen. Er fand nämlich in den dortigen Höhlen bei verschiedenen Populationen dieser Form eine außerordentliche Variabilität in der Ausbildung der Augen. Neben völlig normal geäugten Tieren fanden sich solche mit mehr oder weniger geschwundenem Pigment, andere, bei denen die Degeneration schon auf die Kristallkörper übergegriffen hatte, und schließlich solche, bei denen nur noch ein kleiner, kaum noch als Augenrudiment anzusprechender Zellkomplex übrig geblieben war. Als extremste Form fanden sich außerdem noch einige Exemplare, an denen im Totalpräparat — das von Kosswig allein untersucht wurde — überhaupt kein Anzeichen eines Auges mehr wahrgenommen werden konnte.

Einen Teil des *cavernicolus*-Materials habe ich an Hand von Schnittserien nachuntersuchen können und ich glaube, auch hier noch einiges ergänzend hinzufügen zu können.

B. Material und Technik.

Für meine Untersuchungen standen mir folgende Arten zur Verfügung:

Oniscoidea.

Trichoniscidae: *Titanethes albus* C. L. Koch. *Titanethes dahli* Verh. *Illyrionethes strasseri* Verh. *Mesoniscus alpicola* H. *Trichoniscus* (*Androniscus*) *subterraneus* Verh. *Trichoniscus* (*Androniscus*) *cavernarum* Verh. *Trichoniscus* (*Spiloniscus*) *provisorius* Rac. *Trichoniscus* (*Spiloniscus*) *elisabethae* Herold *alba* Vand. *Haplophthalmus danicus* B. L. *Haplophthalmus stygivagus* Verh.

Oniscidae: *Oniscus asellus* L.

Porcellionidae: *Porcellio scaber* Latr. *Porcellio laevis* Latr. *Platyarthrus hoffmannseggi* Brandt.

Asellota: *Asellus aquaticus* L. *Asellus aquaticus cavernicolus* Rac. *Asellus remyi* Monod. *Asellus cavaticus* Schiödte.

Asellus aquaticus wurde in Teichen und Gräben bei Braunschweig gefangen. Ebenso stammen die Landasseln der Gattungen *Oniscus* und *Porcellio* sowie *Haplophthalmus danicus* aus der Braunschweiger Umgebung. *Platyarthrus hoffmannseggi* kam dort ebenfalls sehr zahlreich in Lasius- und Myrmicanestern vor. Das Material von *Asellus* subsp. *cavernicolus* und von *Titanethes albus*, beide aus der Grotta di Postumia, wurde von Prof. Kosswig gesammelt, ebenso *Asellus remyi* vom Ochridasee, *Haplophthalmus stygivagus* aus der Höhle Yarim Burgas bei Istanbul und *Mesoniscus alpicola* vom Dachstein (Oberösterr.).

Illyrionethes strasseri, *Titanethes dahli* und *albus*, *Trichoniscus cavernarum* und *subterraneus* erhielt ich von Dr. Strasser aus mehreren istrianischen Höhlen (Skutarava Yama, Smoganica, Dantegrotte). *Trichoniscus provisorius* und *elisabethae* stammen aus der Zucht von Prof. Vandel und die *Asellus cavaticus*-Exemplare wurden im Grumbacher Stollen (Lautenthal, Harz) von Dr. Mühlmann erbeutet.

Allen denen, die mich bei der Beschaffung des Materials unterstützt haben, möchte ich an dieser Stelle für ihr Entgegenkommen herzlich danken.

Bei der Fixierung erwiesen sich Susa und vor allem Carnoy als geeignet; Bouin und Sublimat-Eisessig zeitigten weniger gute Ergebnisse. Alkoholfixierte Sammlungsexemplare, die ich in einigen Fällen, in denen mir anderes Material nicht zur Verfügung stand, zu verwerten suchte, gaben im allgemeinen gänzlich unbrauchbare Resultate. Zum Aufweichen des Chitins wurde bei größeren Arten Diaphanol verwandt. Bei kleineren Tieren und selbst bei *Titanethes* ließ sich eine einwandfreie Schnittführung schon durch längeres (ca. 2 Wochen) Einlegen in Kreosot, bei ca. 70° im Thermostaten, erreichen. Nach Diaphanolbehandlung erwies es sich als zweckmäßig, als Intermedium beim Einbetten Methylbenzoat zu verwenden. Eingebettet wurde in Paraffin. Zum Färben wurde Delafield-Hämatoxylin und Eosin, in vielen Fällen auch Azanfärbung angewandt. Letztere wurde meist mit einer Hämatoxylinfärbung kombiniert, wodurch meines Erachtens die nervösen Strukturen wesentlich besser hervortreten als sonst. Versuche, bei *Platyarthrus* und *Asellus* die Nervenbahnen mit Golgiimprägnationen darzustellen, schlugen in allen Fällen trotz großen Materials fehl.

C. Oniscoidea.

1. Trichoniscidae.

Kaum eine zweite Tiergruppe hat — von einigen Coleopterenfamilien abgesehen — eine solche Fülle verschiedener Höhlenarten erzeugt, wie gerade die Trichoniscid en. Weitaus die meisten kavernikolen Isopoden entstammen dieser Familie, die wohl zu mehr als der Hälfte aus typisch blinden und pigmentlosen Höhlenbewohnern besteht.

Auch die oberirdisch lebenden Arten zeigen, noch weit ausgeprägter als dies schon bei verwandten Familien der Fall ist, eine Vorliebe für feuchte und dunkle Lokalitäten, so daß die ganze Gruppe, ökologisch gesehen, für die Besiedlung unterirdischer Räume bestens präadaptiert erscheint. Tatsächlich hat sich denn auch eine ganze Anzahl von sonst oberirdisch lebenden Arten den unterirdischen Lebensraum so weit zu eigen gemacht, daß man sie notwendigerweise als troglophil bezeichnen muß. Von besonderem Interesse ist dabei, daß einzelne dieser sowohl in Höhlen wie freilebend vorkommenden Arten pigmentlos sind (z. B. *Trich. cebenicus* Rac., *Trich. pyrenaeus* Rac.), während andere die normale Färbung beibehielten (*Trich. provisorius* Rac., *Trich. biformatus* Rac.), und das sowohl oberirdisch wie unterirdisch. Ein besseres Beispiel für die nichtökologische Bedingtheit des erblichen Pigmentmangels dürfte sich schwerlich finden lassen, zumal die Erblichkeit und das mutative Auftreten eines solchen durch die Untersuchungen von Vandel (1926, 1938) an *Trich. elisabethae* nachgewiesen wurde.

Betreffs der Augenausbildung findet man innerhalb dieser Gruppe eine große Mannigfaltigkeit, die allerdings im wesentlichen interspezifischer Natur ist. Wenn man das hohe erdgeschichtliche Alter der meisten dieser Gruppen in Betracht zieht, kann dies kaum wunder-

nehmen, denn während dieser ausgedehnten Zeiträume konnten die meisten Populationen schon eine große Einheitlichkeit erreichen, wie wir sie bei relativ jungen Höhlenformen in der Regel vermissen werden. Daß eine solche Variabilität jedoch auch bei diesen Arten einmal vorhanden gewesen sein muß, wird durch die Befunde an *Titanethes albus* (vgl. S. 431 ff) sehr wahrscheinlich gemacht.

Das untersuchte Material läßt sich in 4 verschiedene Gruppen einteilen, innerhalb derer sich die Augen bzw. deren Rudimente, recht ähnlich sind. Zunächst müssen diejenigen Arten, deren Augen — abgesehen von gelegentlichem Pigmentmangel — noch ganz den normalen Typ zeigen (*Spiloniscus*-Arten), zusammengefaßt werden. Ferner solche Formen, deren Augen man trotz auffallender Reduktionserscheinungen eine gewisse Funktionstüchtigkeit zubilligen muß (*Haplophthalmus*-Arten). Die beiden anderen Gruppen schließen Formen ein, bei denen, der Struktur der Augen nach zu urteilen, von einer Lichtrezeption nicht mehr die Rede sein kann. Hierher gehören die Arten der *Titanethes*-Gruppe mit deutlichem Sehnerv und eigenartiger Verlagerung des relativ großen Augenrudimentes und außerdem die Angehörigen der Gattungen *Mesoniscus* und *Androniscus*, bei denen Auge und Sehnerv nahezu vollständig reduziert sind.

Eine weitere, Augen besitzende Gruppe würde wahrscheinlich noch durch den erst kürzlich von Absolon und Strouhal (1933) beschriebenen *Protonethes ocellatus* verwirklicht, die jedoch, da ich leider bis heute kein Material dieser seltenen Art bekommen konnte, unberücksichtigt bleiben muß. Auf dieses eigenartige Tier wird im allgemeinen Teil noch zurückzukommen sein.

Die Tatsache, daß die Einteilung nach den Augen ziemlich genau mit der systematischen übereinstimmt, macht die Annahme wahrscheinlich, daß ihr jeweiliger Reduktionstyp bereits einer gemeinsamen Ahnform zukam, aus der sich dann später die rezenten Arten herausdifferenzierten.

Es kamen im ganzen 10 verschiedene Arten zur Untersuchung, von denen 7 ausgesprochene Troglobionten sind.

a) Die *Trichoniscus*-Gruppe (Abb. 1—5).

Dieser Gruppe gehören die normalen Arten der Sammelgattung *Trichoniscus* an, wobei allerdings die Bezeichnung „normal" weniger das zahlenmäßige Überwiegen der geäugten Formen, als den ursprünglichen Zustand derselben dartun soll. Untersucht wurden die Arten *provisorius* Rac. und *elisabethae* Herold des Subgenus *Spilo-*

niscus, die letztere nur in der Mutante *alba* VAND., da beide Arten, abgesehen von der stark abgeschwächten Augenpigmentierung bei den leucistischen Formen keinerlei Unterschiede aufweisen, sind sie hier gemeinsam behandelt.

Das Auge dieser Arten setzt sich aus 3 gleich großen Ommen zusammen, die, obgleich sie sehr verschiedene Blickrichtungen erkennen lassen (Abb. 3), einen geschlossenen Komplex bilden. Rein makroskopisch sind sie durch die intensiv schwarze Pigmentierung ihrer Umgebung markiert. Ihre Lage ist, ähnlich wie bei den Onisciden, am äußersten Rande der Kopfoberfläche, dicht hinter den Seitenlappen. Totalpräparate geben im allgemeinen ein falsches Bild ihrer Lage, da, durch die Schrumpfung der Weichteile beim fixierten Tier, diese unnatürlich weit nach innen verlagert erscheinen und man die ursprünglichen Verhältnisse hier nicht wie an Schnittpräparaten rekonstruieren kann, zumal ihre vorherige Lage auch nicht durch eine Linsenbildung auf der Cuticula markiert ist. Nur so sind meines Erachtens Abbildungen von *Trichoniscus*-Arten mit merkwürdig weit nach innen liegenden Augen zu verstehen, wie man sie hier und da in der Literatur vorfindet.

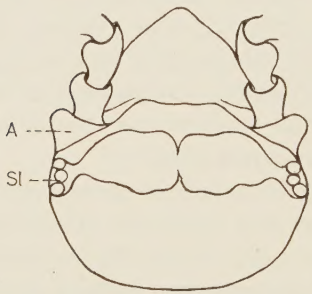


Abb. 1. Übersichtsskizze des Kopfes von *Trichoniscus elisabethae*.

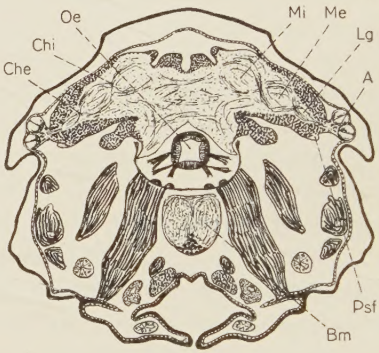


Abb. 2. Schematischer Querschnitt durch die Augenregion von *Trichoniscus*.

Trotz der geringen Zahl der Einzelaugen ist das Gesichtsfeld verhältnismäßig groß (Abb. 3); es umfaßt immerhin einen Winkel von ca. 70° in der Vertikalen und von ca. 80° in der Horizontalen. (Dies sind Durchschnittswerte des gesamten Materials; die Abb. 3a zeigt die speziellen Verhältnisse eines Tieres.)

Auch in der histologischen Struktur zeigen die Augen gegenüber den nächstverwandten Onisciden primitivere Verhältnisse.

Von Cornealinsen ist nichts zu erkennen; die ziemlich feine Cuticula zeigt vielmehr auch über den Ommen die gleiche Struktur wie an den übrigen Teilen des Kopfes. Zwar bildet sie über dem Gesamtkomplex derselben eine leichte Wölbung, doch kommt diese wohl in erster Linie dadurch zustande, daß das Auge sich, auf einem kleinen seitlichen Vorsprung liegend, aus der Gesamtwölbung des Kopfes heraushebt. Eine erhöhte Lichtbrechung dieses Bezirkes konnte nicht wahrgenommen werden.

Dementsprechend sind auch corneagene und Pigmentzellen im eigentlichen Sinne nicht nachweisbar. Die Bildung des die Augen

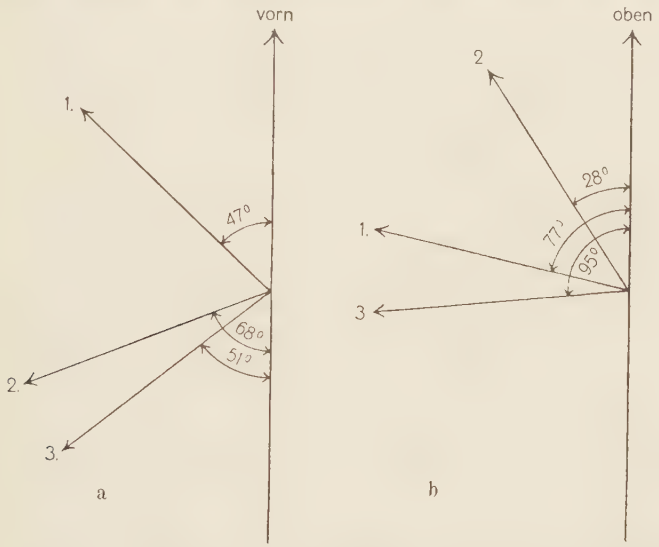


Abb. 3. Schema der Blickrichtung der Ommatidien von *Trichoniscus elisabethae*. a in der Horizontalebene, b in der Vertikalebene.

überlagernden Chitins erfolgt von den die Ommatidien in unregelmäßiger Anzahl umgebenden Hypodermiszellen aus, deren Plasma auch die Augen in einer feinen Schicht überdeckt. Diese speichern auch, abgesehen von dem unmittelbar über dem Kristallkörper gelegenen Bezirk, reichlich schwarzes Pigment, das einen unregelmäßigen Fleck um die Augen herum bildet. Auch bei der weißen Mutante von *Trich. elisabethae* ist solches Pigment (ebenso in den Sehzellen!) noch vorhanden, doch ruft es, dank seiner geringen Konzentration, im Gesamtbild einen mehr bräunlichen Ton hervor. Der große Kristallkörper (Abb. 4) hat die Form einer an beiden Polen abgeplatteten

Kugel und setzt sich aus zwei gleichen Teilen zusammen, die in der Längsachse des Ommatidiums zusammenstoßen. Eine besondere Struktur derselben konnte nicht wahrgenommen werden; auffallend war jedoch ihre intensive Färbbarkeit mit den angewandten Kernfarbstoffen. Ihre Bildungszellen sind nach erfolgter Abscheidung einer offenbar sehr weitgehenden Degeneration anheim gefallen und bilden nur noch eine mehr oder weniger zarte, ebenfalls stark färbbare Plasmahaut, deren Kern außerordentlich klein und flachgedrückt ist und, etwas nach oben gerückt, mitten auf der Wölbung jeder Teilhälfte liegt.

Die 7 Retinulazellen (Abb. 4, 5), die den rezipierenden Teil des Auges ausmachen, umgreifen den Kristallkörper sehr weit und schließen distal an die Hypodermis an. Ihre Innenkante trägt

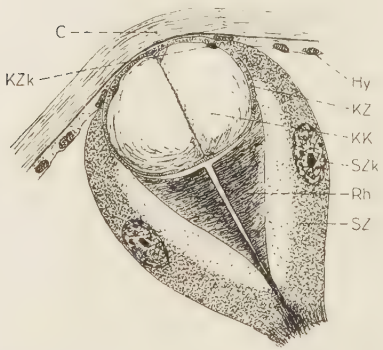


Abb. 4. Längsschnitt durch ein Ommatidium von *Trichoniscus provisorius*. 850×.

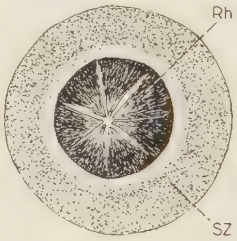


Abb. 5. Querschnitt durch die Rhabdomerenregion eines Ommatidiums von *Trichoniscus provisorius*. 850×.

ein im Querschnitt breit dreieckig erscheinendes Rhabdomer, das sich zum proximalen Ende der Zelle zu einem feinen Strang verschmälert. Durch die nicht sehr feste Verbindung seiner Einzelelemente wird eine deutliche feine Querstreifung hervorgerufen, die den einzelnen Stiftchen entspricht. Zwischen denselben befindet sich eine homogene Grundsubstanz, die bei *Trich. provisorius* ganz konstant durch ihre intensive Färbbarkeit mit Orange G auffiel. Obwohl man das Vorhandensein einer gleichen Substanz zumindest auch bei *Trich. elisabethae* erwarten sollte, habe ich eine ähnliche Farbwirkung weder bei ihr noch bei irgendeinem anderen Isopoden erzielen können. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß hierbei Unterschiede in der Fixierung eine Rolle spielen können. Das umgebende Plasma läßt immer eine deutliche Schichtung in 2 verschiedene Zonen erkennen, wobei die innere, schwächer färbbare, die sich unmittelbar an die

Rhabdomeren anschließt, ungefähr den halben Durchmesser der äußeren dunkleren Schicht aufweist. Der Kern hat die für diese Zellen typische Gestalt und ist sehr groß, mit wenig zahlreichen Chromatinbröckchen, die sich vor allem an seinen Rändern konzentrieren. Im Innern trägt er stets einen großen Nucleolus.

Die Ommatidien liegen einander ihrer ganzen Länge nach fest an, wie das bei Formen mit höherer Ommatidienzahl im allgemeinen nicht mehr der Fall ist. Die geringe Zahl der Einzelaugen und die starke Divergenz ihrer Achsen läßt hier jedoch den Zusammenschluß trotz der starken proximalen Verjüngung zu.

Eine das Auge umgebende, bindegewebige Membran ist deutlich vorhanden; sie stellt jedoch lediglich eine Erweiterung des Neurilemms dar, das die Augen umgreift.

Der außerordentlich kurze Sehnerv ist bis direkt vor seinem Eintritt in das Auge von einer dicken Ganglienzellenschicht umgeben, so daß der Eindruck entsteht, daß die Augen dem Gehirn direkt aufliegen. Der Lobus opticus (Abb. 2) fällt durch seine plumpe Gestalt und die, an der dem Auge zugekehrten Seite gelegenen, sehr stark entwickelten Ganglienzellagern auf. Seine beiden proximalen Sehmassen sind gut entwickelt, aber miteinander und dem restlichen Protocerebrum so stark verschmolzen, daß es nicht leicht ist, ihre genaue Lage zu definieren. Die Lamina ist im Vergleich zu den beiden Medullen bedeutend schwächer entwickelt und kaum halb so groß wie diese. Dennoch ist zwischen ihr und der Medulla externa das Chiasma deutlich erkennbar; auch ein Chiasma internum ist immer deutlich.

Das Pseudofrontalorgan ist (Abb. 2), obzwar wenig deutlich, einwandfrei zu erkennen. Es besteht aus einer leichten ventralen Vorwölbung hyalinen Plasmas am distalen Ende des Lobus opticus. Während der eigentliche Vorsprung kernfrei ist, sind die an seiner Basis gelegenen Kerne auffallend stark gefärbt und eng zusammengerückt. Eine Innervierung, die bei den Oniscid en stets deutlich ist, konnte nicht nachgewiesen werden.

b) Die *Haplophthalmus*-Gruppe (Abb. 6, 7 u. Taf. 12, Fig. 1—2).

Da die Angehörigen dieser Gattung noch funktionstüchtige Sehorgane besitzen, sollen sie im Anschluß an die sehenden *Trichoniscus*-Arten behandelt werden, denen sie sonst im Bau ihrer Augen recht fern stehen.

Untersucht wurden der oberirdisch lebende *Hapl. danicus* B. L. und vor allem der kavernikole *Hapl. stygivagus* VERH. Da mir von *danicus* nur wenige Exemplare vorlagen, deren Erhaltung zudem nicht einwandfrei ist, beziehen sich die folgenden Angaben in erster Linie auf *stygivagus;* jedoch geht aus dem Material einwandfrei hervor, daß, wenn überhaupt Unterschiede zwischen diesen beiden Arten bestehen, diese nur sehr geringfügiger Natur sein können [1]).

Beide Arten besitzen nur einen Ocellus (Abb. 6, Taf. 12, Fig. 1), der äußerlich durch intensiv schwarze Pigmentierung auffällt. Er liegt auf einem kräftigen Vorsprung an der Seite des Kopfes und ist auffallend weit nach unten gerückt, ein Eindruck, der durch die starke Wölbung des Kopfes noch verstärkt wird. Seine Blickrichtung ist schräg nach vorn und ganz schwach abwärts geneigt.

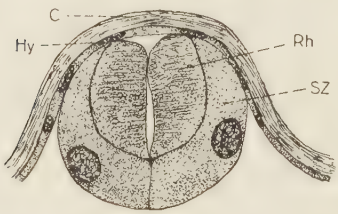


Abb. 6. Leicht schematischer Längsschnitt durch das Auge von *Haplophthalmus stygivagus.* Etwas seitlich verschoben. 900×.

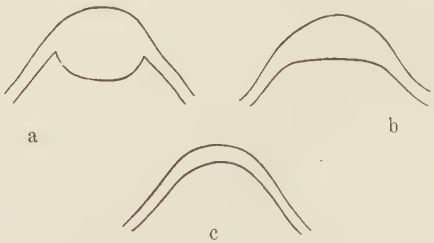


Abb. 7. Schema der verschiedenen Formen von Cornealinsen bei *Haplophthalmus stygivagus.*

Die Cuticula des Kopfvorsprunges bildet eine stark gewölbte Cornealinse (Abb. 7), deren Bereich durch das hier stärker entwickelte Exochitin, das an der übrigen Cuticula nur eine äußerst feine Haut bildet, aus der Umgebung herausgehoben wird. Die innere Wölbung der Linse ist außerordentlich variabel; neben Individuen mit konkavkonvexer Linse (Abb. 7 c) treten andere auf, deren innere Linsenwölbung mehr oder weniger eben (Abb. 7 b) oder sogar deutlich konvex ist (Abb. 7 a). Diese mit einer bikonvexen Linse versehenen Exemplare, die ziemlich häufig auftreten, übertreffen in dieser Hinsicht sogar die sonst wesentlich besser ausgebildeten Augen der Oniscoiden.

Die Anzahl der corneagenen Zellen scheint nicht festzuliegen; im allgemeinen sind es deren 4, doch werden machmal noch 1—2 weitere Hypodermiszellen zur Linsenbildung herangezogen. Abgesehen von ihrer flachen Gestalt, die sich auch dem Kern mitteilt,

1) Nach den Abbildungen WOLSKYS (1928) zu urteilen, liegen bei *Trichoniscus*-Arten mit nur einem Ocellus ähnliche Verhältnisse vor.

unterscheiden sich diese Zellen in nichts von denen der umgebenden Hypodermis. Pigment findet sich in ihnen niemals.

Neben dieser extremen Ausbildung der Cornea haben jedoch die übrigen Bestandteile des Auges eine weitgehende Vereinfachung erfahren.

Kristallkörper fehlen gänzlich, wodurch das Auge nur mehr geringe Ähnlichkeit mit den Ommatidien eines Komplexauges, aus dem es hervorgegangen ist, zeigt, sondern vielmehr an die Augen mancher Myriapoden und Insektenlarven erinnert.

Die Sehzellen (Abb. 6) rücken damit direkt unter die Hypodermis. Auch sie erweisen sich strukturell als bedeutend weniger differenziert, als dies sonst bei sehenden Formen der Fall ist. Die Rhabdomeren sind zwar deutlich — beim pigmentierten Tier ist ihr Areal sofort durch das hier fehlende Augenpigment zu erkennen — aber die feine querstreifige Struktur ist nur sehr schwer und undeutlich festzustellen. Auch heben sie sich kaum durch verschiedene Färbbarkeit von dem umgebenden Plasma ab, das seinerseits ebenfalls eine Scheidung in eine hellere und eine dunklere Zone vermissen läßt. Das Pigment liegt nur in den Sehzellen selbst in einem mäßig breiten Gebiet unmittelbar um die Rhabdomeren herum, so daß die äußeren Zellränder fast frei davon sind und manchmal sogar einzelne Kerne außerhalb der pigmentierten Zone angetroffen werden können. Die Kerne sind relativ kleiner, als dies sonst in funktionsfähigen Retinulazellen der Fall zu sein pflegt. In ihrer Struktur ähneln sie sehr denen von *Trichoniscus*, doch fehlt ihnen stets ein Nucleolus.

Sehnerv und Lobus opticus zeigen keinen wesentlichen Unterschied gegenüber der *Trichoniscus*-Gruppe. Der Nerv ist allerdings etwas länger und deutlicher, was aber wohl hauptsächlich auf die nach ventral verschobene Lage der Augen zurückzuführen ist. Die Lamina ist stark reduziert und auch die Medulla externa bleibt gegen die Medulla interna an Größe zurück, doch ist ein Chiasma zwischen beiden deutlich zu erkennen; dagegen konnte ein solches zwischen Lamina und Medulla externa nicht aufgefunden werden.

Ebenso scheint das Pseudofrontalorgan zu fehlen.

c) Die *Androniscus*-Gruppe.

Die Arten dieser Gruppe gehören eng mit denen der *Trichoniscus*-Gruppe zusammen, mit denen sie ja bis jetzt sogar noch generisch vereint sind. Sie unterscheiden sich in erster Linie von diesen durch fast vollständige Reduktion des Auges. Untersucht wurden die Arten

cavernarum Verh. und *subterraneus* Verh., die sich in der Augenreduktion derart gleichen, daß sich eine gesonderte Besprechung erübrigt.

An Stelle des Auges findet sich nur noch ein kleiner flacher Zellhaufen, der sich aus ca. 6 - 8 Einzelzellen zusammensetzt, die genau an der gleichen Stelle liegen, wo sich bei sehenden Arten das Auge befindet. Sie unterscheiden sich von der umgebenden Hypodermis nur durch den etwas größeren und helleren Kern. Irgendwelche Strukturen, die auf Bestandteile des normalen Auges hindeuten könnten, sind nicht vorhanden.

Die Verbindung des Rudimentes mit dem Gehirn wird durch einen feinen und kurzen Strang vermittelt, der indessen, da irgendeine fibrilläre Struktur in ihm nicht wahrgenommen werden konnte, wohl nur dem Neurilemm entspricht.

Der Lobus opticus zeigt keine Unterschiede gegenüber den sehenden *Trichoniscus*-Arten.

In diese Gruppe gehört offenbar auch *Mesoniscus alpicola*, von dem mir allerdings nur ein älteres Sammlungsexemplar vorlag, dessen histologische Strukturen aber noch relativ gut erhalten waren. Soweit ich erkennen kann, ergeben sich keine Differenzen gegen die soeben behandelten *Androniscus*-Arten. Jedoch muß man natürlich in diesem Falle mit der Möglichkeit rechnen, daß feinere Strukturen durch die primitive Fixierung unkenntlich geworden sind.

d) Die *Titanethes*-Gruppe (Abb. 8—11 u. Taf. 12, Fig. 3 u. 4, Taf. 13, Fig. 5 u. 6).

Obgleich diese Gruppe bei weitem besser erhaltene Sehorgane als die vorhergehende besitzt, habe ich sie dennoch an den Schluß der Trichoniscid en gestellt, weil sie meines Erachtens einen Typ darstellt, der sich trotz der geringeren Reduktion viel weiter von der Normalform entfernt hat. Von dem untersuchten Material mußten hier die beiden *Titanethes*-Arten *albus* Koch und *dahli* Verh. sowie die Gattung *Illyrionethes* eingeordnet werden. Alle 3 zeigen so charakteristische Unterschiede, daß es sich empfiehlt, sie gesondert zu behandeln.

1. *Titanethes dahli* Verh.

Äußerlich ist bei dieser Art ebensowenig wie bei den folgenden irgendetwas vom Vorhandensein von Augen wahrzunehmen, und auch im Schnittbild werden sie in der normalen Lage vermißt.

Folgt man jedoch dem Verlauf des Sehnerven, so findet man das reduzierte Sehorgan in Gestalt eines relativ großen, eiförmigen

Kolbens (Taf. 12, Fig. 3, 4) in der äußersten Spitze des Stirnlappens gelegen (Abb. 9). Das körnige Plasma dieses Kolbens zeigt eine auffallende faserige Struktur, wobei jedoch die einzelnen Fasern keinen irgendwie geordneten Verlauf erkennen lassen, sondern sich mehr oder weniger unregelmäßig um die Kerne lagern. Zellgrenzen konnten innerhalb des Organs nicht wahrgenommen werden. Die durch ihre Größe auffallenden Kerne zeigen in ihrem Bau eine nicht zu verkennende Ähnlichkeit mit denen normaler Sehzellen, nur haben sie eine mehr runde Form, und es fehlt ihnen stets der Nucleolus. Dagegen finden sich in ihnen neben dem wandständigen Chromatin immer einige größere Anhäufungen in der Kernmitte. Manchmal ordnet sich auch die plasmatische Faserstruktur etwas konzentrisch um die Kerne herum an, und in einigen Fällen bildet sich sogar zwischen beiden ein deutlicher Spaltraum, den ich indessen als Artefakt ansehen möchte.

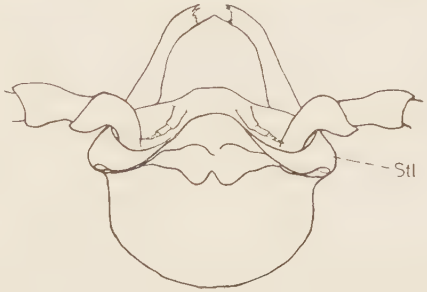


Abb. 8. Übersichtsskizze des Kopfes von *Titanethes albus*.

Abb. 9. Schematischer Querschnitt durch die Augenregion von *Titanethes*.

Die Anordnung der Kerne innerhalb des Kolbens ist sehr charakteristisch. Sie finden sich nur in der proximalen Hälfte des Organs und sind dort in ziemlich regelmäßigen Abständen an der Wand angeordnet, so daß in ihrer Mitte ein rein plasmatischer Bezirk freibleibt (Taf. 12, Fig. 4).

Es finden sich außerdem noch zwei weitere Differenzierungen dieses Organs, die eindeutig auf seine ehemalige Funktion als Sehorgan hinweisen. Zunächst erkennt man in dem distalen kernfreien

Teil zwei klumpige Gebilde (Taf. 12, Fig. 3, 4), die sich vor allem bei Azanfärbung sehr durch einen viel intensiveren, blauvioletten Farbton vor dem übrigen Plasma auszeichnen. Die Plasmastruktur ist dem des übrigen Organs etwas ähnlich, jedoch kann man in der Randzone, vor allem nach der Distalseite zu, eine deutlich parallelfaserige Anordnung wahrnehmen, die nach dem Zentrum zu allmählich an Deutlichkeit verliert, so daß die Mitte durchaus homogen erscheint. An der Außenseite dieser Gebilde liegt je ein Kern, der in Größe, Gestalt und Färbung stark an Hypodermiszellkerne erinnert. Man geht wohl nicht fehl, wenn man hierin degenerierte Kristallkörper erblickt.

Ferner findet sich in der Längsachse des Kolbens, von seinem proximalen Ende bis etwas über die Mitte hinaus, ein sich distal leicht verdickender, stark färbbarer Strang (Taf. 12, Fig. 3), der allem Anschein nach den rudimentierten Rhabdomeren entspricht, zumal er deutlich mit dem Sehnerven in Verbindung steht. Das ganze Organ wird von einer Hüllmembran, die aus dem Neurilemm hervorgeht und noch einzelne Kerne trägt, umgeben.

Das Chitin über dem Augenrudiment fällt durch seine stärkere Färbbarkeit und seine etwas geringere Dicke auf, was beides offenbar durch eine dichtere Lage seiner einzelnen Schichten bedingt wird. Außerdem fehlt hier auch die anderweit stets vorhandene Epicuticula.

Der außerordentlich lange und gut entwickelte Sehnerv (Abb. 9) zieht von dem Augenrudiment zunächst nach unten und hinten, bis er die den Stirnlappen ventral begrenzende Chitinlamelle passiert hat und biegt in kurzem Bogen fast rechtwinklig zum Gehirn um, so daß sein weiterer Verlauf jetzt schwach nach vorn und aufwärts ist. Ein Ganglienzellbelag ist nur an seinem äußersten proximalen Ende vorhanden, dagegen finden sich an ihm in seinem ganzen Verlauf einzelne Kerne, die dem Neurilemm zugehören.

Der gesamte Lobus opticus hat, mit den vorherbeschriebenen Gruppen verglichen, eine auffallende Verkleinerung erfahren und wirkt auch in seiner ganzen Gestalt viel schlanker als bei jenen. Dennoch sind alle 3 Sehmassen zu erkennen. Die Lamina (Taf. 13, Fig. 5) ist allerdings bis auf ein Rudiment von geringen Ausmaßen, das deutlich aus zwei übereinanderliegenden Teilen besteht, verschwunden, doch liegen die beiden Medullen noch in annähernd gleicher Größe und durch ein Chiasma verbunden dicht nebeneinander.

Das Pseudofrontalorgan (Abb. 9) gleicht dem von *Trichoniscus*, doch ließ sich hier eine Innervierung bis zur Medulla externa fest-

stellen. (Wegen der Kleinheit des Organs kommt diese auf der Übersichtszeichnung (Abb. 9) nicht zum Ausdruck.)

Exemplare von Skuratava Yama bei Opcina (Triest) und Crepegliano zeigen keine Unterschiede.

2. *Titanethes albus* Koch.

Die 2. *Titanethes*-Art, die ich untersuchte, zeigt zwar im Bau des Protocerebrums und des Sehnerven die gleichen Verhältnisse wie die vorhergehende, aber das Augenrudiment (Taf. 13, Fig. 6) unterscheidet sich doch sehr von dem des *dahli*. Schon seine äußere Form ist gedrungener und kürzer; sein Umriß gleicht mehr dem eines kurzen, stumpfen Kegels, dessen Basis distal der Hypodermis fest aufliegt. Die großen, blasigen Kerne bleiben zwar in der Proximalhälfte konzentriert, aber sie lassen weder zwischen sich einen freien Raum noch Überreste der Rhabdomeren erkennen. Das gesamte Plasma zeigt die schon bei der vorigen Art erwähnte Faserstruktur in noch viel höherem Maße, so daß die Kerne eigentlich nur noch in einem Gewirr von Fasern liegen, die zwischen sich nur noch spärliche Reste eines homogenen Plasmas erkennen lassen. Auch der Distalteil zeigt gegenüber *dahli* einfachere Verhältnisse. Er unterscheidet sich durch das dort noch klumpiger zusammengeballte Plasma, das keine Differenzierungen mehr erkennen läßt, und dem auch Kerne gänzlich fehlen.

Eine ganze Anzahl Exemplare aus Smoganica bei St. Lucia am oberen Isonzo zeigen etwas abweichendere Verhältnisse und vor allem offenbar einen nicht ganz so starr fixierten Typ, wie er in dem großen Material aus der Grotta di Postumia verwirklicht ist. Zumal die äußere Gestalt des Augenrudiments ist hier einer gewissen Variabilität unterworfen, denn neben dem schon erwähnten Typus treten sehr breite, abgeflachte Formen (Abb. 10a) und auch solche, die dem Kolben des *dahli* äußerlich nahekommen (Abb. 10b), auf. Auffällig war ferner, daß bei einigen dieser Tiere der mutmaßliche Kristallkörperrest ein fast kugeliges Gebilde darstellt (Abb. 10b), das vom übrigen Plasma, welches vereinzelt sogar Zellgrenzen erkennen läßt, scharf abgegrenzt ist. Auch scheint das Plasma hier nicht ganz so intensive Faserstruktur zu zeigen. Von besonderem Interesse waren schließlich noch 2 Individuen vom gleichen Fundort, deren Augenrudimente in ihrem Distalteil, etwas an die Seite gerückt, je 1—2 sehr kleine, aber deutlich zweiteilige und lichtbrechende Kristallkörper aufwiesen (Abb. 11). Damit ist wohl einwandfrei erwiesen,

daß es sich bei diesem Organ tatsächlich um das rudimentierte Auge handelt.

Leider ist jedoch gerade das Material von diesem Fundort so wenig umfangreich, daß die ganze Variationsbreite der Population schwerlich durch diese Angaben erschöpft sein dürfte.

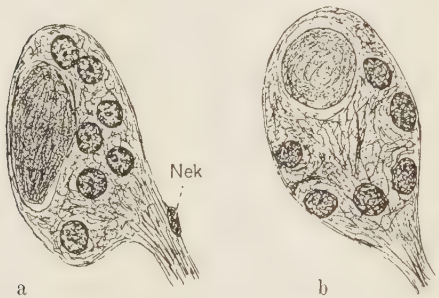


Abb. 10. Längsschnitt durch die Augenrudimente von *Titanethes albus* aus Smoganica. 2 Tiere (halberwachsen). 1000×.

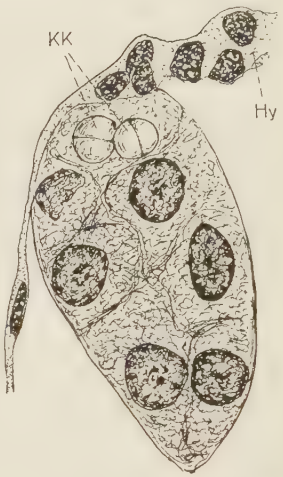


Abb. 11. Längsschnitt durch das Augenrudiment (seitlich) eines *Titanethes albus* mit Kristallkörperresten. 1000×.

3. *Illyrionethes strasseri* VERH.

Dieses Genus läßt, obzwar unzweifelhaft in diese Gruppe gehörig, eine Anzahl von Eigenheiten erkennen, die es etwas aus dem Rahmen der Gruppe herausfallen lassen.

Das Augenrudiment selbst ähnelt dem vom *Titanethes albus* allerdings, ist aber im ganzen kleiner und zeigt weniger Differenzierungen als jenes. Die Kerne scheinen fast über den ganzen plasmatischen Bezirk ziemlich regellos verteilt zu sein und lassen nur noch eine kleine Kappe frei, an der indessen weder stärkere Färbbarkeit noch andere Besonderheiten festzustellen sind, die geeignet wären, sie irgendwie von dem übrigen, ziemlich homogenen Plasma zu scheiden.

Auffallend ist ferner, daß der Stirnlappen, in dem das Organ gelegen ist, äußerst klein bleibt und nur wenig mehr Raum bietet als von dem Augenrudiment erfüllt wird, während diese Gebilde bei den *Titanethes*-Arten stets eine große Ausdehnung zeigen und zum größten Teil von einem lockeren, reticulärem Bindegewebe, dem einzelne plasmareiche Zellen eingelagert sind, erfüllt sind. Dieses Gewebe ist denn auch bei *Illyrionethes* nur andeutungsweise vorhanden.

Eine weitere bedeutsame Abweichung zeigt der Sehnerv, der fast in seiner ganzen Ausdehnung bis zu der rechtwinkligen Krümmung von einem dicken Ganglienzellbelag umgeben wird, der fast dieselbe Dicke wie der Lobus opticus hat; hierdurch wird eine größere Ausdehnung desselben vorgetäuscht.

Sonst zeigt das Gehirn die gleichen Verhältnisse wie bei *Titanethes*.

Das Sehorgan von *Titanethes* wurde schon von Wenig (1903) beschrieben, ohne daß derselbe seine wahre Natur erkannt hätte. Er hält es vielmehr für eine Statocyste, die hier als Kompens für die verlorenen Augen aufgetreten sein soll. Gleichzeitig gibt er solche Organe noch für eine Anzahl weiterer Isopoden an, nämlich für *Trichoniscus pusillus*, *Trichoniscus stygius*, *Haplophthalmus mengei*, *Platyarthrus hoffmannseggi* und *Porcellio laevis*.

Den *Porcellio*-Arten *scaber*, *taeniatus* und *dubius* sowie der Gattung *Ligidium* sollen sie dagegen fehlen. Seine Annahme, daß es sich bei diesen Organen um Statocysten handeln müsse, stützt er durch Angaben über Bau, über Innervierung und durch Experimente, die er an *Platyarthrus* durchführte. Er amputierte jeweils einen Seitenlappen, worauf sich die Tiere anfangs im Kreise bewegten. Hieran knüpft er dann die Annahme, daß zwischen dem Vorhandensein von Augen und von Statocysten eine direkte Korrelation insofern bestehe, als die schlechte Ausbildung der Augen das Zustandekommen der statischen Sinnesorgane bewirke.

Da die Angaben Wenigs mit meinen Befunden in Widerspruch stehen, obgleich ich alle von ihm herangezogenen Arten, oder doch nahe Verwandte derselben, berücksichtigt habe, sei im folgenden noch darauf eingegangen.

Bei den beiden Porcellioniden *Platyarthrus* und *Porc. laevis* habe ich derartige Bildungen, wie sie Wenig erwähnt und für *Platyarthrus* auch abbildet, niemals entdecken können, wie ich bei der Besprechung dieser Arten noch näher ausgeführt habe. Es ist mir daher unerklärlich, was Wenig hier als Statocysten angesprochen haben könnte. Bei den Trichonisciden habe ich dagegen das von ihm beschriebene Organ gefunden; doch sind in der detaillierten Beschreibung, die er davon gibt, eine Reihe von Angaben enthalten, die ich ebensowenig zu bestätigen vermag wie die von ihm angenommene Funktion.

Zunächst ist eine Innervierung nur bei den Gattungen *Titanethes* und *Illyrionethes* vorhanden, und schon der Verlauf dieses Nerven tut ohne Zweifel dar, daß es sich hier nur um den Opticus handeln

kann. Bei allen anderen untersuchten Arten fehlt eine erkennbare nervöse Verbindung zum Gehirn stets.

Eine eingehendere Untersuchung beider Formen zeigt weiterhin, daß es sich, trotz der oberflächlichen Ähnlichkeit beider, bei dem innervierten und den nichtinnervierten Organen überhaupt nicht um homologe Bildungen handelt, ebensowenig wie die „Seitenlappen" des *Titanethes* den Seitenlappen der übrigen Isopoden entsprechen. Der wirkliche Seitenlappen (Abb. 1, 8; Taf. 13, Fig. 8) ist ein im Querschnitt recht schmaler Fortsatz der seitlichen Kopfpartie, der die Antennenbasis seitlich und auch von oben überragt. In seiner unteren Spitze befindet sich bei allen Trichonisciden, mit Ausnahme von *Illyrionethes*, ein Organ von kugeliger bis ovoider Gestalt, das sich aus wenigen plasmareichen Zellen mit relativ großen chromatinarmen Kernen zusammensetzt. Dieses Organ, das keine Innervierung erkennen läßt und das wahrscheinlich drüsiger Natur ist, findet sich bei *Trichoniscus* (s. lat.), *Mesoniscus* und *Haplophthalmus* gut entwickelt. Bei *Titanethes* ist es ebenfalls vorhanden (Abb. 9), aber, wie der ganze Seitenlappen, recht schwach entwickelt, so daß die Fühlerbasis von letzterem weitgehend entblößt ist. Dafür ist aber hier der Augenvorsprung und dessen Umgebung, also ein im wesentlichen der Kopfoberfläche zugehöriger Bezirk, der sich normalerweise nur schwach aus der Kopfwölbung heraushebt, stark vergrößert und zugleich nach vorn verlagert, so daß er den eigentlichen Seitenlappen völlig verdeckt und z. T. auch noch die Antennenbasis überwölbt. Für diese Bildung habe ich deswegen auch stets den Ausdruck „Seitenlappen" vermieden, und sie als „Stirnlappen" (Abb. 8, 9; Taf. 12, Fig. 3) bezeichnet. Aus dieser abnormen Vorwölbung der Augenregion ist die eigenartige Lage des Augenrudiments sowie der absonderliche Verlauf des Sehnerven ohne weiteres verständlich.

Wenig hat weder diesen Tatsachen noch den in der Innervierung zum Ausdruck kommenden Verschiedenheiten Rechnung getragen, sondern beide Bildungen als homolog angesehen. Ferner gibt er für alle diese Organe das Vorhandensein von einer oder mehreren Vakuolen an, deren Inneres stark färbbare und in Säuren sich lösende Konkremente enthalten soll, worauf er in erster Linie seine Ansicht von dem statischen Charakter dieser Gebilde begründet. In meinem sehr reichlichen Material, dessen histologische Struktur durchweg tadellos erhalten ist, habe ich derartiges niemals feststellen können, und auch der Kontrolle halber in 96 % Alkohol fixierte und sorgfältig von jeder Säureeinwirkung ferngehaltene Exemplare ließen

nichts Derartiges erkennen. Ich kann daher nur annehmen, daß Wenig schlecht fixiertes Material vor sich hatte, in dem es infolge von Schrumpfungen, Mazeration und dergleichen zur Bildung von Vakuolen kam. In dieser Annahme bestärkt mich neben der sehr verschiedenen Form, Zahl und Lage, der von ihm abgebildeten Vakuolen, vor allem noch der Befund an einigen Stücken von *Titanethes*, die versehentlich über 2 Monate im heißen Paraffin verblieben und die daraufhin dann vereinzelt kleine Vakuolen im Augenrudiment, allerdings ohne Einschlüsse, zeigten; sorgfältig behandelten Tieren fehlten sie aber immer. Die Angabe, daß Konkretionen darin enthalten seien, wird allerdings auch dadurch nicht geklärt. Vor allem bleibt die auffallende Regelmäßigkeit, mit der er solche Erscheinungen für alle bearbeiteten Arten angibt, ungeklärt.

Zusammenfassend kann jedenfalls folgendes festgestellt werden: Die von Wenig beschriebenen Statocysten umfassen 2 völlig heterogene Organe, von denen das eine, von *Titanethes* beschriebene, das rudimentierte Auge dieser Arten darstellt, während das andere, von den übrigen Trichonisciden angegebene, wahrscheinlich ein drüsiges Organ ist, dem jede erkennbare Innervierung fehlt. Die von ihm zum Beweis für den Statocystencharakter dieser Organe angeführten Argumente sind gegenstandslos, da, erstens, die angegebenen Vakuolen und Konkremente offenbar zufällige Artefakte sind, ferner, die nur *Titanethes* und *Illyrionethes* zukommende Innervierung einwandfrei den Nervus opticus darstellt, und, außerdem, die Experimente, abgesehen von ihrer sonstigen Anfechtbarkeit, an einer Art vorgenommen wurden, bei der solche Bildungen bisher nicht bestätigt werden konnten. Damit wird auch die Hypothese von einer Korrelation zwischen Augenschwund und Vorhandensein von Statocysten bei Isopoden hinfällig.

2. Oniscidae und Porcellionidae.

Zu den Onisciden und Porcellioniden gehören durchweg Arten mit relativ gut entwickelten Augen, wie die Angehörigen der Gattungen *Porcellio*, *Oniscus*, *Cylisticus* u. a. In meinem Material sind es die entschieden am besten geäugten Formen, denen man wohl auch mit Recht ein, wenn auch beschränktes, Bildsehen zusprechen darf. Nur durch die Familie der Ligiidae werden sie unter den Oniscoideen in dieser Hinsicht noch übertroffen, sowohl was die Größe der Augen als die Ausbildung der nervösen Elemente (Hans-

STROEM, 1924) anbelangt. Von normalen Formen habe ich die Arten *Porcellio scaber*, *Porcellio laevis* und *Oniscus asellus* untersucht.

Die Augenstruktur dieser Tiere ist sich in allen wesentlichen Punkten so ähnlich, daß eine ausführliche Beschreibung nur bei einer Art gebracht zu werden braucht.

Von den blinden Vertretern dieser Gruppe kam nur eine Art zur Untersuchung, die im Gegensatz zu allen bisher aufgeführten augenlosen Arten nicht kavernikol ist, sondern in den Nestern verschiedener Ameisenarten lebt. Nichtsdestoweniger zeigt auch dieses Tier alle für einen typischen Troglobionten charakteristischen Merkmale in schönster Ausprägung.

Auf echt kavernikole, blinde Porcellioniden, deren es verschiedene gibt (z. B. *Cylisticus cavernicola* RAC., *Cyl. anophthalmus* SILV.), mußte hier wegen der Schwierigkeiten, die bei der Materialbeschaffung entstehen, verzichtet werden.

a) Geäugte Arten.

1. Porcellio scaber LATR. (Abb. 13, 16, 17, 22, 24).

Das Auge dieser Art setzt sich bei erwachsenen Individuen aus 22 bis (selten) 23 Ommen zusammen, die zu 4 Längsreihen angeordnet in Form eines gestreckten Dreiecks dicht hinter den Seitenlappen des Kopfes liegen (Abb. 13). Bei sehr jungen Tieren fehlen noch die meisten dieser Einzelaugen, so daß ihre endgültige Anzahl offenbar erst im Verlauf des späteren Lebens erreicht wird. Die Blickrichtung der Ommatidien ist mehr oder weniger aufwärts gewandt, die am meisten nach innen gelegenen zeigen senkrecht nach oben, diejenigen der äußersten Längsreihe lassen nur noch eine geringfügige Neigung erkennen, die ca. 8^0—10^0 von der Horizontalen abweicht. Im wesentlichen zeigen die Porcellioniden also in dieser Hinsicht ähnliche Verhältnisse wie sie von HENKE (1934) für *Armadillidium cinereum* beschrieben wurden.

Der Durchmesser der einzelnen Ommen ist durchaus nicht gleich, sondern vergrößert sich kontinuierlich von vorn nach hinten, so daß die größten am Hinterrande gelegenen Cornealinsen ca. doppelt so groß wie die vorderen sind.

Der Bau des einzelnen Ommatidiums (Abb. 17) entspricht im großen und ganzen dem auch sonst bei Malacostracen verwirklichten Typus. Jedes von ihnen ist distal von einer stark gewölbten, konkav-konvexen Cornealinse begrenzt, deren innere Krümmung allerdings

vielfach so geringfügig ist, daß man sie fast als eben ansprechen könnte. Zudem zeigt die Linse auf dieser Seite fast immer deutliche Unebenheiten, die eine Einheitlichkeit der Wölbung stören. Es ist jedoch wahrscheinlich, daß diese erst durch die beim Entkalken des Integuments entstehenden Schrumpfungen gebildet werden.

Die Cuticula zeigt sich im Bereich der Cornealinsen stark verdickt und läßt eine deutliche lamellöse Schichtung erkennen, die bei der sonstigen Cuticula weit schwächer hervortritt. Jedoch wird die bei weitem erheblichere Dicke der Linse nur durch die größere Mächtigkeit der endocuticularen Schichten, nicht etwa durch deren zahlen-

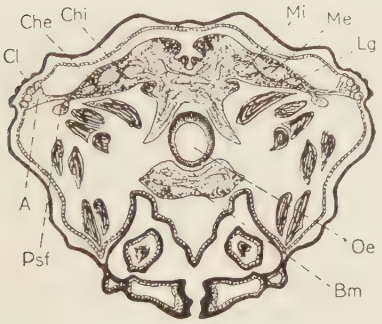


Abb. 12. Schematischer Querschnitt durch die Augenregion von *Oniscus asellus*.

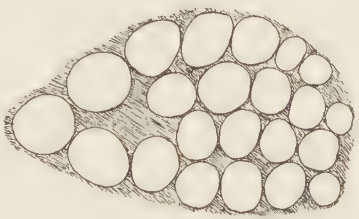


Abb. 13. Auge von *Porcellio scaber*. 92×.

mäßiges Überwiegen an dieser Stelle bewirkt. Das Lichtbrechungsvermögen der Cornealinsen ist recht intensiv, wovon man sich leicht an Hand der abpräparierten Cornea überzeugen kann; durch Mazeration in Kalilauge wird es offenbar weitgehend zerstört. In der Cornealinse kommt somit den Augen der Porcellioniden ein zusätzliches lichtbrechendes Element zu, das den anderen hier behandelten Gruppen in dieser Form fehlt.

Da die Linsen stets rundlich sind und somit nicht überall eng aneinandergrenzen können, wie dies sonst bei Facettenaugen die Regel ist, finden sich zwischen ihnen Stellen, an denen das Chitin seine normale Struktur beibehalten hat. Die hierdurch zustandegekommene Auflockerung des Ommatidienverbandes äußert sich aber nur in den peripheren Teilen des Auges; schon im Gebiet der Kristallkörper ist von ihr kaum noch etwas zu erkennen.

Die Bildung der Cornea erfolgt von den corneagenen Zellen (Abb.16) aus, die, je zwei an der Zahl, die einzelnen Cornealinsen unterlagern. Sie sind den Hypodermiszellen homolog und unterscheiden sich von diesen nur durch ihre sehr stark abgeplattete Gestalt, sowie durch das absolute Fehlen von Pigmentablagerungen. Ihr verhältnismäßig großer, flacher Kern liegt stets am äußeren Rande der Zelle. Im Gebiete der interstitiellen Chitinareale werden sie durch größere Zellen vertreten, die bis fast zur halben Höhe der Kristallkörper nach innen vorstoßen und diese allseitig umgeben (Abb. 17). Ihr Kern liegt stets im proximalen Teil der Zelle und ähnelt jenem der corneagenen Zellen bis auf die rundliche Gestalt sehr. Ebenso wie

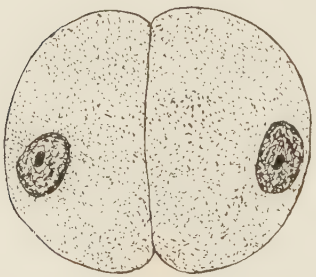


Abb. 14. Querschnitt durch die corneagenen Zellen von *Oniscus*. 1500×.

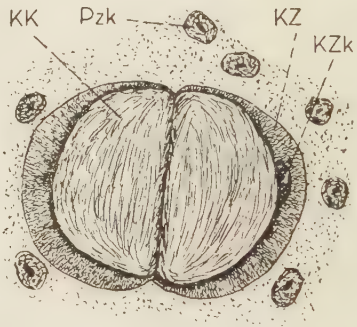


Abb. 15. Querschnitt durch die obere Kristallkörperregion von *Oniscus*. 1500×.

bei jenen zeigt er sich auffallend chromatinarm und ist immer mit einem deutlichen Nucleolus versehen. Da diese Zellen im Gegensatz zu den corneagenen sehr reich an schwarzem Pigment sind, ist man wohl berechtigt, in ihnen besondere Pigmentzellen zu sehen, deren Aufgabe darin besteht, die Abschirmung der Kristallkörper gegen schräg einfallende Strahlen zu sichern. Ihre Anzahl steht, soweit ich erkennen kann, nicht fest. Der Kristallkörper (Abb. 15, 17,) selbst liegt als großes kugeliges Gebilde mit etwas abgeplattetem, distalem Pol direkt unterhalb der corneagenen Zellen. Er besteht aus einer sehr widerstandsfähigen Substanz, die — jedenfalls am fixierten Objekt — stets eine bräunliche Färbung zeigt und sich, abweichend von denen anderer Arten, mit den angewandten Farbstoffen, vor allem Azokarmin, schlecht färbt. Lediglich lang anhaltende Hämatoxylinfärbung ergibt einen tief violettblauen Farbton.

Er setzt sich aus 2 Halbkugeln zusammen, die mit einer manchmal unregelmäßig gewellten Grenzlinie fest aneinandergepaßt sind. Entsprechend den beiden Teilen des Kristallkörpers finden sich auch 2 krystallogene Zellen, die jedoch, nachdem sie ihre Aufgabe erfüllt haben, weitgehend degenerieren. Sie umgeben die Kristallkörper als ein sich gegen die Naht verjüngender, stark färbbarer Plasmamantel von wabiger Struktur. Ihr Kern ist zwar noch vorhanden, doch zeigt er, im oberen Drittel der Zelle gelegen, schon starke Degenerationserscheinungen, und es ist nicht ausgeschlossen, da ich ihn nur relativ selten auffinden konnte, daß er vielfach ganz verschwindet.

Die perzipierenden Elemente werden durch 7 Retinulazellen (Abb. 16, 17) dargestellt, deren distal divergierende Enden die untere Hälfte des Kristallkörpers umgreifen. Dicht unter denselben, manchmal auch noch auf einer Höhe mit ihnen, liegen die auffallend großen, chromatinarmen Kerne fast alle in der gleichen Ebene. Zwar zeigen sie eine unverkennbare Ähnlichkeit mit denen der Pigmentzellen, von denen sie sich jedoch durch ihre Größe und ihre stark eiförmige Gestalt unschwer unterscheiden. Wie bei jenen findet sich auch in ihnen, oft sogar in Mehrzahl, ein stattlicher Nucleolus. Das Plasma der Retinulazellen ist von einer fein schaumigen Struktur und läßt auch in der Nähe der Rhabdomeren keine strukturellen Verschiedenheiten erkennen; dagegen fällt in dieser Region die geringe Affinität des Plasmas zu Farbstoffen auf, die im gefärbten Präparat stets eine helle Zone um die Rhabdomeren bewirkt. Daneben läßt sich eine sehr feine längsstreifige Struktur im Plasma beobachten. An der Innenkante trägt jede Zelle ein Rhabdomer. Diese bleiben jedoch, obgleich sie einander in der Längsachse des Ommatidiums sehr stark genähert sind, der ganzen Länge nach getrennt und durchsetzen auch mit einer gesonderten Nervenfaser die Basalmembran. Innerhalb der Rhabdomeren läßt sich eine feine, gleichmäßige Horizontalschichtung feststellen, die zwar nicht sehr deutlich, aber doch unzweifelhaft vorhanden ist. Im Querschnitt bilden die Rhabdomeren eine rosettenartige Figur (Abb. 16). Die ganze Sehzelle ist, mit Ausnahme des großen, länglichen Kernes und des Rhabdomers, dicht mit Pigment erfüllt und schließt distal so an die Pigmentzellen an, daß sie mit diesen zusammen einen einheitlichen Mantel um den dioptrischen Apparat und die Rhabdomeren bildet. Unterhalb der Kristallkörperregion divergieren die einzelnen Ommatidien mehr oder weniger stark, so

daß zwischen ihnen freie Spalträume (Abb. 17) bleiben, die proximal durch die Basalmembran abgeschlossen werden, und die mit Blut gefüllt sind.

Der Sehnerv (Abb. 12) ist nur sehr kurz, da der Lobus opticus sich bis dicht an die Augen erstreckt, und verläuft von seinem Austritt aus dem Gehirn schwach nach hinten gekrümmt zum Auge. Im proximalen Teil ist ein Ganglienzellbelag vorhanden, die distale Hälfte ist nackt, doch finden sich in seinem Neurilemm noch allenthalben Pigmentablagerungen. Dicht unterhalb des Auges spaltet er sich in die den einzelnen Ommatidien entsprechenden Nervenstränge. Das ihn umgebende Neurilemm weitet sich dabei um den ganzen Komplex herum aus und umfaßt ihn mit einer gemeinsamen bindegewebigen Hüllmembran, die mit ihren Rändern allseits an die

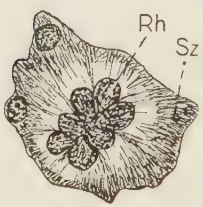


Abb. 16. Querschnitt durch die Rhabdomerenregion eines Ommatidiums von *Porcellio scaber*. 900×.

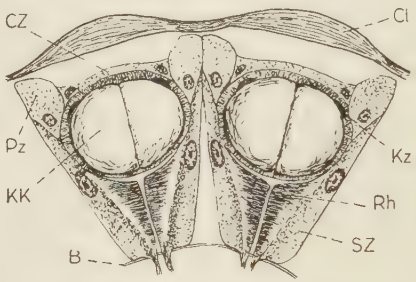


Abb. 17. Halbschematischer Längsschnitt durch zwei Ommatidien von *Porcellio scaber*. 525×.

Basalmembran anschließt. Zwischen diesen beiden Membranen erfolgt denn auch die weitere Aufspaltung der Nervenstränge in die zu den einzelnen Sehzellen führenden Fasern. Der freie Raum zwischen den Nerven wird — abweichend von dem Bezirk über der Basalmembran — von einem lockeren Bindegewebe erfüllt.

Über den Lobus opticus existieren schon nähere Angaben von HANSSTROEM (1924) und GRAEBER (1933), so daß ich mich auf eine kurze Beschreibung seiner wesentlichsten Bestandteile und der Angabe einiger abweichender Befunde beschränken kann.

Die 3 Sehmassen sind deutlich entwickelt, dennoch muß man sie im Vergleich zu denen besser geäugter Isopoden (*Ligia*, *Cirolana*) als verhältnismäßig klein bezeichnen. Das schon von GRAEBER beschriebene Chiasma externum zwischen Lamina und Medulla externa ist auch auf meinen Präparaten klar zu erkennen. Daneben

lassen aber schräge Frontalschnitte noch ein fast horizontal gelegenes Chiasma internum erkennen, das allerdings nicht ganz so scharf wie das äußere hervortritt. *Porcellio* zeigt also darin prinzipiell ganz ähnliche Verhältnisse, wie sie Hansstroem für *Ligia* angibt. An der Austrittsstelle des Opticus aus der Lamina kann man erkennen, daß es sich zunächst um mehrere Teile handelt, die auch zunächst noch durch dazwischenliegende Ganglienzellen getrennt sind, bevor sie sich zu einem einheitlichen Strang zusammenlegen. Die von Graeber beobachtete undeutliche Schichtung in der Medulla externa konnte ich ebenfalls, allerdings längst nicht bei allen Individuen nachweisen. Gelegentlich zeigt jedoch auch die Lamina dieselbe Erscheinung.

Am Ende des Lobus liegt ventralwärts das Pseudofrontalorgan (Abb. 12).

2. *Porcellio laevis* Latr.

In der Augenstruktur zeigt diese Art — wie nicht anders zu erwarten war — keinerlei Unterschiede gegenüber *Porc. scaber*, so daß ich, um Wiederholungen zu vermeiden, von einer Beschreibung absehe.

Der Grund, weswegen ich eine weitere *Porcellio*-Art heranzog, lag auch nicht darin, daß ich bei ihr Unterschiede gegenüber *scaber* vermutete, sondern daß Wenig (1903) auch für sie das Vorhandensein von „Statocysten" angibt, d. h. Organe, die den rudimentierten Augen der *Titanethes*-Arten entsprechen sollen. Ich habe weder bei *laevis* noch bei den anderen Porcellioniden und Onisciden irgendeine Spur solcher Bildungen wahrnehmen können, obwohl mir eine ganze Reihe lückenloser Schnittserien vorlag.

Dagegen findet sich bei allen untersuchten Onisciden und Porcellioniden — am schönsten und größten bei *Platyarthrus* (Abb. 19) — an der Innenseite der Basis der Seitenlappen, dicht über der Insertionsstelle der Antennen ein Organ, das ich bislang nirgends erwähnt fand, und das vielleicht die Funktion einer Statocyste erfüllen könnte. Es handelt sich um ein aus wenigen plasmareichen Zellen zusammengesetztes Gebilde, das in seiner Mitte einen relativ großen, eiförmigen Hohlraum aufweist, dessen Wandung mit einer eigenartigen körnigen, dunkelgefärbten Substanz dicht bedeckt ist. Bei schwacher Vergrößerung erscheint das Ganze wie eine zu groß geratene Zelle mit riesigem Kern. Da ich jedoch bei keiner Art eine einwandfreie Innervation des Organs feststellen konnte, möchte ich

seine Funktion zunächst dahingestellt sein lassen. Ein endgültiger Entscheid könnte hier wohl nur durch eine spezifische Nervenfärbung, die indes bei diesem Objekt auf Schwierigkeiten stößt, gefällt werden.

Es handelt sich hierbei jedoch keinesfalls um die von Wenig angegebenen Bildungen. Dagegen spricht sowohl die Lage, wie auch die Tatsache, daß sich der körnige Wandbelag als außerordentlich säurefest erweist, denn in meinen mit Carnoy fixierten und z. T. sogar wochenlang mit Salpetersäurealkohol behandelten Material ist er stets erhalten geblieben. Ebensowenig vermochte ich bisher das von Walker (1935) für *Oniscus* angegebene Organ, das er, in Anlehnung an Wenig, für eine Statocyste hält, aufzufinden.

3. *Oniscus assellus* L. (Abb. 12, 14, 15 u. Taf. 13, Fig. 7).

Zwar stimmen die Gattungen *Porcellio* und *Oniscus* im wesentlichen ihrer Augenstruktur überein, doch finden sich zwischen ihnen auch einige charakteristische Unterschiede, die darauf hinweisen, daß wir es bei *Oniscus* mit einer höher differenzierten Form zu tun haben.

Rein äußerlich fällt bei ihm zunächst nur die etwas geringere Anzahl von Ommatidien auf, die zwischen 19 und 21 schwankt. Wichtiger jedoch sind die Unterschiede, die die Sehzellen betreffen. Deren Anzahl ist zunächst verdoppelt, so daß in jedem Ommatidium 14 vorhanden sind (Taf. 13, Fig. 7); außerdem erscheinen ihre Rhabdomeren im Querschnitt bedeutend langgestreckter, fast parallelseitig, im Gegensatz zu der mehr ovoiden Form bei *Porcellio*. Die übrigen Bestandteile des Auges zeigen die gleichen Verhältnisse wie bei *Porcellio*.

b) Blinde Formen.

1. *Platyarthrus hoffmannseggi* Brndt.
(Abb. 18, 19 u. Taf. 13, Fig. 8.)

Äußerlich ist weder bei dieser Art noch bei dem nächstverwandten, mediterranen *Plat. schöbli* das geringste Anzeichen eines Auges wahrzunehmen. Auch eine sehr genaue Untersuchung des Kopfes bei starker Vergrößerung ließ nichts Derartiges erkennen; die für dieses Genus charakteristische, stark höckerige Skulptur der Cuticula war überall am Kopfe gleich. Dieser Befund steht im Gegensatz zu einer Notiz von Eaton (1882), der für *Platyarthrus*

„well-formed ocelli" angibt, die nur frei von Pigment seien. Wahrscheinlich liegt dabei eine Verwechslung, vielleicht mit einer *Trichoniscus*-Art, vor. Es bleibt allerdings außerdem die — wenn auch wenig wahrscheinliche — Möglichkeit offen, daß es auch *Platyarthrus*-Populationen gibt, deren Cornealinsen erhalten geblieben sind.

Schnittserien zeigen, daß eine sehr intensive Reduktion der Augen erfolgt ist (Taf. 13, Fig. 8, Abb. 19). Da die nervösen Elemente hierbei weit weniger in Mitleidenschaft gezogen worden sind als der eigentliche Sehapparat, ist *Platyarthrus* dem zentripetalen Typ zuzurechnen.

Abb. 18. Übersichtsskizze des Kopfes von *Platyarthrus hoffmannseggi*.

Von einer Corneabildung ist — wie schon erwähnt — auch im Schnitt nichts zu erkennen. Die Cuticula zeigt in der Augenregion die gleiche Struktur wie auch sonst. Auch die sie unterlagernden Hypodermiszellen sind nicht von denen anderer Regionen verschieden. Jedoch läßt die Hypodermis dort, wo man die Augen erwarten sollte, Wucherungen nach innen erkennen.

Abb. 19. Horizontalschnitt durch die Augenregion und das Stirnorgan eines *Platyarthrus hoffmannseggi* mit Kristallkörperresten. 763×.

Eine Anzahl von Individuen, ungefähr $^1/_3$ des untersuchten Materials, zeigen, eigenartigerweise der Hypodermis aufgelagert, eine Anzahl kugeliger, zweiteiliger Gebilde (Abb. 19), die in der Form große Ähnlichkeit mit den Kristallkörpern geäugter Oniscoiden zeigen. Obwohl ihre Lage nicht ganz der im normalen Auge entspricht, halte ich es dennoch für wahrscheinlich, daß es sich um homologe Bildungen handelt, da sie sich nur in der Augenregion finden, und die weitgehende Reduktion aller zelligen Elemente des Auges eine solche geringfügige Verlagerung durchaus möglich erscheinen läßt.

An Stelle der Retinulazellen und des Sehnerven findet sich lediglich ein lockeres Gewebe (Taf. 13, Fig. 8, Abb. 19) von unregelmäßig-maschiger Struktur, das den Lobus opticus mit der Hypodermis verbindet. In einigen wenigen Fällen erfolgt die Verbindung mit dem Gehirn anfangs sogar noch durch einen einheitlichen kurzen Strang, der dem Opticus entspricht. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß dieses Gewebe tatsächlich das völlig degenerierte Auge darstellt, denn es erfüllt genau den Bezirk, den bei einer geäugten Form das Auge einnehmen würde. Ob allerdings die Zellen dieses Gewebes den entarteten Sinneszellen entsprechen, oder ob wir es nur mit einer sekundären Wucherung bindegewebiger Elemente zu tun haben, ist schwer zu entscheiden. Vergleicht man sie mit denen anderer Reduktionsformen, so ist man geneigt, der zweiten Möglichkeit zuzustimmen. Dafür würde auch sprechen, daß ein fast gleitender Übergang zwischen diesem Gewebe und der Hypodermis besteht.

Der Lobus opticus (Abb. 18) zeigt fast die gleiche Größe wie bei einer geäugten Art dieser Familie. Jedoch ist er von einer eigentümlichen, gedrungenen, plumpen Gestalt, die z. T. durch das enge Aneinanderrücken der Sehmassen bedingt ist, deren Grenzen längst nicht so deutlich wie bei einer normalen Art sind. Verstärkt wird dieser Eindruck noch durch die stark verkleinerte Lamina ganglionaris, die nur noch als ein winziges Neuropilem der Medulla externa direkt aufliegt. Dagegen sind die beiden anderen Sehzentren normal entwickelt. Das Chiasma externum ist dementsprechend nicht zu erkennen, jedoch ist ein Chiasma internum wie bei *Porcellio* und *Oniscus* deutlich vorhanden. Die gesamte Oberfläche des Lobus wird von einer zusammenhängenden Ganglienzellenschicht bedeckt, die auch seiner Spitze als dicke Kappe aufsitzt.

Ein mit wenigen Kernen versehenes Pseudofrontalorgan ist vorhanden. Es läßt keine Unterschiede gegenüber demjenigen der geäugten Formen erkennen.

Wenig gibt auch für diese Art eine Statocyste in der Spitze des Seitenlappens des Kopfes an. Bei meinem Material war der Seitenlappen stets nur von maschigen Bindegeweben erfüllt (Taf. 13, Fig. 8), in welchen einzelne plasmareiche Zellen lagen. Nur in zwei Fällen fand sich — und auch da nur asymmetrisch auf einer Seite — eine etwas an die Wenigsche Figur erinnernde Bildung. Offenbar hatten sich hier einige der sonst unregelmäßig im Bindegewebe verteilten plasmareichen Zellen zufällig in der Spitze des Lappens angesammelt. Von Vakuolen und einer Innervierung, wie sie Wenig

erwähnt und abbildet, konnte ich auch in diesen Fällen nicht das Geringste entdecken.

D. Asellota.

1. Asellidae.

Auch unter den Aselloten findet sich eine Anzahl echter Kavernikoler, die sich indessen alle auf die vornehmlich süßwasserbewohnende Familie der Asellidae beschränken. Von dieser wird dann allerdings ein recht erheblicher Teil durch troglobionte Formen gestellt, was wohl am besten daraus hervorgeht, daß drei der fünf Genera dieser Familie ausschließlich kavernikol sind (*Stenasellus*, *Caecidotliea*, *Johanella*), und ein weiteres, daß nämlich die artenreiche Gattung *Asellus*, gleichfalls in einer ganzen Reihe von Arten und Rassen zum Höhlenleben übergegangen ist.

Die oberirdisch lebenden Formen zeigen im Augenbau recht einfache Verhältnisse, die in vieler Beziehung an die Trichonisciden erinnern. Jedoch sind bei den Aselliden vor allem die nervösen Elemente bei weitem nicht so gut entwickelt, wie das bei den Landasseln der Fall ist.

Bei den Höhlenarten, die bisher untersucht wurden, ist die Degeneration der Augen stets sehr tiefgreifend, so daß in der Regel nur noch sehr kümmerliche Reste eines ehemaligen Sehorgans aufzufinden sind. Alle Arten scheinen dabei einer gewissen Variabilität unterworfen zu sein, die ihren Höhepunkt bei den istrianischen Höhlenrassen des *Asellus aquaticus* erreicht, wo sich vom vollfunktionsfähigen Organ bis zum fast völlig geschwundenen Rudiment die mannigfachsten Intermediärtypen nachweisen lassen (C. u. E. Kosswig 1936 und Kosswig 1937).

Untersucht wurden von den sehenden Arten *Asellus aquaticus* L. und *A. remyi* Monod., die sich in allen wesentlichen Merkmalen der Augenstruktur gleichen, und die blinden Formen *Asellus cavaticus* Schiödte und die unter dem Namen ssp. *cavernicolus* Rac. zusammengefaßten istrianischen Höhlenpopulationen des *A. aquaticus*, die indes, schon allein tiergeographisch gesehen, keine in sich geschlossene rassenmäßige Einheit darstellen.

1. *Asellus aquaticus* L. und *As. remyi* Monod. (Abb. 20—24).

Die Ommatidienzahl der Gattung *Asellus* ist je nach der Art sehr verschieden. Bei unserem gemeinen *aquaticus* beträgt sie jederseits vier (Abb. 22), bei dem südeuropäischen *remyi* sind sogar nur

drei vorhanden; daß jedoch auch eine wesentlich höhere Anzahl vorkommt, beweist der nordamerikanische *Is. communis* (PACKARD 1888), bei dem jederseits deren acht vorhanden sind. Die Lage der Augen ist abweichend von der bei den Oniscoideen, da sie zwar auch am Rande des Kopfdachs, aber auffallend weit nach hinten gerückt liegen. Alle Ommatidien sind zu einem geschlossenen Komplex vereint; auch das durch seine geringe Größe auffallende vorderste Ommatidium (Abb. 22), das im Totalpräparat häufig den Eindruck erweckt, daß es auf einem gesonderten Nerv stehe, schließt sich in Wirklichkeit in seiner ganzen Länge dem hinter ihm liegenden dritten an. Die Blickrichtung der Einzelaugen ist dementsprechend auch stark divergierend, doch haben alle eine mehr oder weniger nach oben gerichtete Neigung.

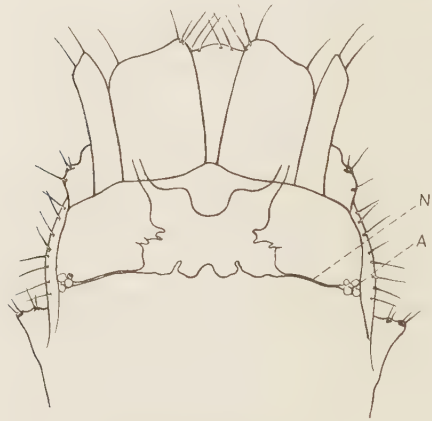


Abb. 20. Übersichtsskizze des Kopfes von *Asellus aquaticus*.

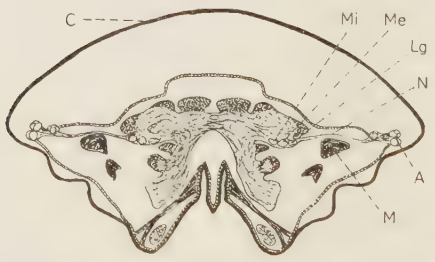


Abb. 21. Schematischer schräger Querschnitt durch die Augenregion von *Asellus aquaticus*.

Das die Augen überdeckende Chitin zeigt keine Differenzierungen, die geeignet wären, eine erhöhte Lichtbrechung zu gewährleisten. Es überdeckt in einer bei *aquaticus* sehr flachen, bei *remyi* stärker hervortretenden Wölbung den Augenkomplex; an seiner Außenseite läßt es eine fein gekerbte Struktur erkennen, die dem ungehinderten Durchtritt der Lichtstrahlen eher abträglich sein dürfte. Die Hypodermis überzieht die Ommen nur mit einer außerordentlich feinen plasmatischen Haut (Abb. 23), deren Kerne stets am Rande der Einzelaugen liegen. Die Zuordnung einer bestimmten Anzahl von corneagenen bzw. Hypodermiszellen zu jedem Omma konnte nicht festgestellt werden und ist auch bei der Einheitlichkeit des gesamten die Augen überziehenden Chitinkomplexes wenig wahrscheinlich. Pigment wird von den Hypodermiszellen in unmittelbarer

Nähe des Auges nicht abgelagert; ebenso fehlen besondere Pigmentzellen.

Im Bau der Kristallkörper (Abb. 22, 23) zeigen die Augen dieser Familie Besonderheiten, durch die sie sich von den recht ähnlichen der Trichonisciden unterscheiden. Die Zahl der Kristallkörper innerhalb der einzelnen Ommatidien ist offenbar nicht fest fixiert, doch scheint zumindesten das erste Omma von *aquaticus* stets die ursprüngliche Vierzahl, die bei den Landasseln nie mehr auftritt, bewahrt zu haben. Die anderen Ommatidien haben in der Regel nur noch zwei Kristallkörper; eine Ausnahme macht jedoch häufig

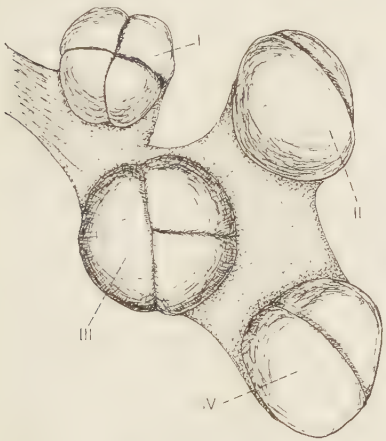


Abb. 22. Auge von *Asellus aquaticus*. 600×.

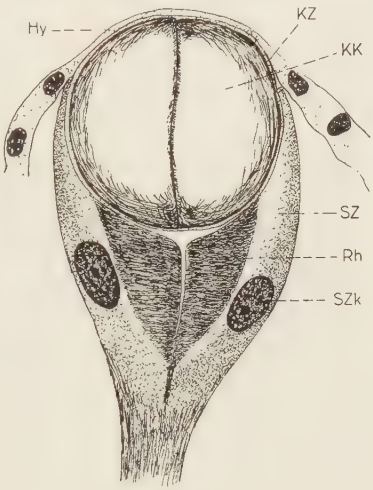


Abb. 23. Längsschnitt durch ein Ommatidium von *Asellus aquaticus*. Cuticula fortgelassen. 850×.

der des dritten Ommas, der vielfach aus drei Teilen besteht, bei denen dann der eine die beiden anderen an Größe deutlich überragt. Es finden sich indessen auch solche Individuen, bei denen die Trennungsnaht zwischen den beiden kleineren nur noch zum Teil vorhanden ist, während sie im restlichen Teil bereits verschmolzen sind. Hieraus scheint hervorzugehen, daß die Reduktion der Kristallkörper auf zwei verschiedenen Wegen vor sich gehen kann, nämlich durch regelrechten Ausfall und, wie hier, durch Verschmelzen. Die Größe der einzelnen Krystallkörper ist von der wechselnden Größe der Ommatidien abhängig. Die kristallogenen Zellen (Abb. 23) sind noch stärker reduziert als dies bei den Oniscoideen der Fall ist. Sie bestehen nur noch aus einer sehr feinen, kaum färbbaren, hyalinen

Haut, in der im allgemeinen keine Kernrudimente mehr zu entdecken sind; nur in einigen wenigen Fällen fand sich in ihrem distalen Teil noch ein kleines intensiv färbbares Gebilde, das allenfalls als ein Kernrest gedeutet werden könnte.

Die sieben Sehzellen (Abb. 23), die an ihrem Innenrand ein relativ gedrungenes, dreieckiges Rhabdomer tragen, umgreifen den Kristallkörper sehr weit und schließen unmittelbar an die Hypodermis an. Ihr plasmatischer Teil läßt eine deutliche Unterteilung in eine innere, helle und eine äußere, dunklere Zone erkennen, die jedoch nie so scharf gegeneinander abgesetzt sind, wie dies bei *Trichoniscus* der Fall ist. Dagegen heben sich die Rhabdomeren von der restlichen Zelle gut durch ihre intensivere Färbung ab und lassen eine deutlich hervortretende, querverlaufende Struktur erkennen. Gegen den proximalen Teil der Zelle verjüngen sie sich stark und sind schließlich nur noch als ein dünner, einheitlicher Strang erkennbar. Die Zellkerne weichen nicht von dem schon bei den Oniscoideen beschriebenen Typus ab, doch liegen sie im Gegensatz zu den anderen Gruppen in sehr verschiedener Höhe. Die Sehzellen sind auch die alleinigen Träger des Augenpigments, von dem sie bis auf die Kerne und die Rhabdomeren dicht erfüllt sind.

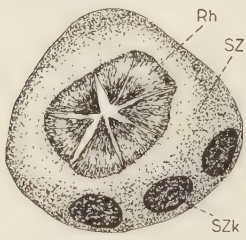


Abb. 24. Querschnitt durch die Rhabdomerenregion von *Asellus remyi*. 850×.

Die Verbindung mit dem Gehirn wird durch einen langen, dünnen Nerven hergestellt (Abb. 20, 21), der entweder ganz gerade oder, häufiger, in einem ganz flachen Bogen zum Auge zieht. Seine mittlere Partie liegt einem dicken, längsverlaufenden Muskel dicht auf. Das Neurilemm, das distal auch noch eine Hülle für das Auge abgibt, ist außerordentlich zart, so daß man es nur bei starken Vergrößerungen einwandfrei als solches erkennen kann. Manchmal sind in ihm noch einzelne Kerne enthalten und immer finden sich in ihm bis dicht an das Gehirn heran Pigmentablagerungen. Während der Nerv bei *remyi* eine geschlossene Einheit bildet, scheinen seine Elemente bei *aquaticus*, vor allem in der Distalhälfte, etwas aufgelockert, obschon sie in ihrer ganzen Länge von der gemeinsamen, bindegewebigen Hülle umgeben bleiben. Die Auflockerung steht möglicherweise mit einer Vermehrung der Ommatidien in direktem Zusammenhang, da *As. communis*, der, wie schon erwähnt, 8 Ommatidien besitzt, eine völlige Aufspaltung des distalen Nervenabschnitts in mehrere Äste zeigt (Packard 1888).

Die gegenüber den Oniscoiden stark verkleinerten Sehzentren (Abb. 21) von *aquaticus* sind schon durch Graeber (1933) ausführlich bearbeitet worden, dessen Befunden ich nichts hinzuzufügen habe. *As. remyi* ist im Bau seines Gehirns von *As. aquaticus* nicht verschieden.

2. *Asellus cavaticus* Schiödte (Abb. 25, 26).

Die Augenreduktion dieser Höhlenspezies ist sehr intensiv und in vieler Beziehung mit derjenigen der verwandten *Caecidothea stygia* zu vergleichen, die von Packard (1888) daraufhin untersucht wurde. Jedoch scheint bei *Caecidothea* die Rudimentierung der Sehorgane beinahe noch tiefgreifender zu sein, da Kristallkörperreste bei ihr nicht auftreten und auch die Sehzentren vollkommen degeneriert sein sollen. Wie aus den Abbildungen bei Packard hervor geht, scheint sich die Variabilität der Augenrudimente dieser Art auch nur in sehr mäßigen Grenzen zu bewegen.

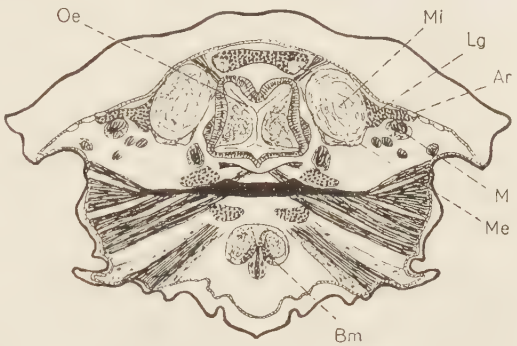


Abb. 25. Schematischer Querschnitt durch die Augenregion eines juvenilen *Asellus cavaticus*.

Bei *cavaticus* hingegen ist die Unterschiedlichkeit in der Ausbildung des Rudiments ziemlich groß. Die stets vorhandenen Kristallkörperreste (Abb. 26) zeigen, sowohl in Anzahl und Größe, eine außerordentliche Variabilität. Auch ihre Lage kann sehr verschieden sein; während sie vielfach der Cuticula so dicht anliegen, daß der Eindruck entsteht, sie lägen auf der Hypodermis (was jedoch nie der Fall ist; sie sind stets allseitig von einer, oben allerdings sehr dünnen Plasmahaut umgeben), können sie auch vielfach, manchmal sogar in dem gleichen Rudiment, recht tief in das degenerierte Augengewebe eingelagert sein (Abb. 26c). Die Stelle, an der sich die Kristallkörper finden, ist im übrigen im Vergleich mit den sehenden Arten der Gattung immer etwas nach vorn und innen verlagert. Vielfach liegen die Kristallkörper noch zu zweien nebeneinander, allerdings nie so dicht wie dies im normalen Auge der

Fall ist, oft sind sie aber auch völlig vereinzelt. Ihr Lichtbrechungsvermögen ist in allen Fällen erhalten geblieben, dagegen konnte eine Färbbarkeit, wie sie bei den normalen Kristallkörpern doch immer vorhanden ist, nicht festgestellt werden. Häufig findet man

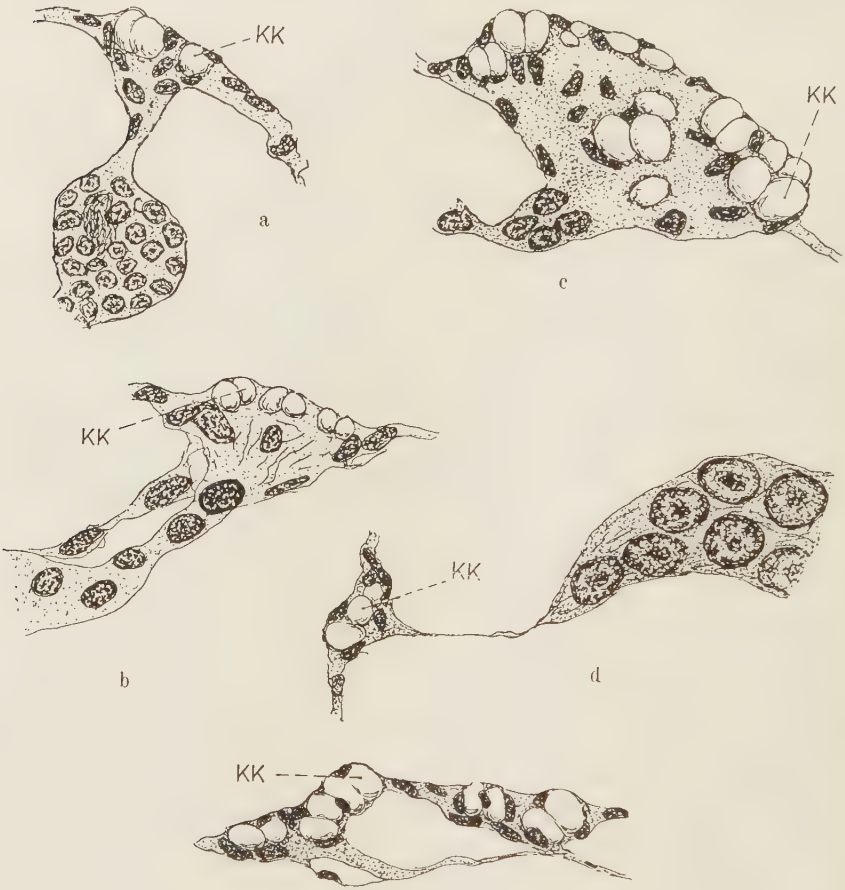


Abb. 26. Verschiedene Augenrudimente von *Asellus caraticus*. a ca. 24 Stunden alt; b, c von juvenilen Tieren; d, e von fast oder ganz adulten Tieren. 1700×.

einzelne Kerne, die ihnen fest anliegen und man geht wohl nicht fehl, in diesen die Kerne der kristallogenen Zellen zu sehen. Auffällig ist vor allem, daß sie trotz des zahlenmäßig so starken Variierens der Kristallkörper – es wurden von einem einzigen bis zu 18 (Abb. 26 c) innerhalb eines Rudiments gefunden – bei keinem meiner 22 Tiere

gänzlich fehlten. Vielleicht würde ein größeres Material auch solche Formen auffinden lassen, ebenso wie zu erwarten ist, daß sich bei einer Durchsicht anderer Populationen die Variationsbreite dieser Art noch erheblich erweitern würde.

Über den Verbleib der Sehzellen läßt sich mit Sicherheit kaum etwas aussagen. Entweder sind sie völlig geschwunden, was mir am wahrscheinlichsten erscheint, oder man müßte in den in der Augenregion liegenden Zellen, die sich in nichts von denen der Hypodermis unterscheiden, ihre Reste erblicken.

Die drei Sehzentren (Abb. 25) sind im Gegensatz zu *Caecidothea* hier noch deutlich vorhanden. Allerdings sind auch sie einer starken Reduktion anheimgefallen, so daß im Gebiet der Lamina nur noch in den seltensten Fällen ein winziges Neuropilem vorhanden ist. Die beiden Medullen sind dagegen als solche stets noch zu erkennen, jedoch haben auch sie, vor allem die Medulla externa, eine deutliche Verkleinerung erfahren. Eine im eigentlichen Sinne nervöse Verbindung zwischen Gehirn und Augenrudiment fehlt, doch ist immer zumindest eine sehr dünne, häutige Kommissur vorhanden (Abb. 26 d, e), die jedoch oft nur schwer zu erkennen ist, da sie bei der Fixierung fest zwischen die Hypodermis und den schon erwähnten Längsmuskel zu liegen kommt und dann leicht übersehen werden kann; diese häutige Verbindung entspricht aller Wahrscheinlichkeit nach dem Neurilemm. In anderen Fällen (Abb. 25, 26 a—c) findet sich an Stelle dieses feinen Stranges eine dicke, von Ganglienzellen gebildete Brücke, die über den Längsmuskel hinweg bis an die Hypodermis reicht. An der Berührungsstelle pflegen dann die Kristallkörper ziemlich dicht auf einem Haufen zu liegen, während sie in dem vorher erwähnten Fall meist über ein etwas größeres Gebiet verteilt sind.

Von besonderem Interesse erscheint nun, daß die beiden Modi der Sehnervenausbildung eine ganz auffallende Korrelation zu der Größe, d. h. dem Alter, der einzelnen Individuen aufweisen, indem nämlich der erstgenannte Typ, bei dem nur noch ein häutiger Strang vorhanden war, nur bei größeren, die zweite Form aber nur bei den kleineren Exemplaren auftritt. Es scheint mir danach die Annahme recht nahe zu liegen, daß sich noch im Verlauf der postnatalen Entwicklung eine zusätzliche Reduktion abspielt, die sich vor allem in einer weiteren Degeneration der zelligen Elemente des Sehnerven und in einer mehr dispersen Anordnung der Kristallkörper äußert. Diese Vermutung gewinnt noch an Wahrscheinlichkeit,

da bereits für andere Höhlentiere (*Troglocaris schmidtii, Amblyopsis spelaeus* — Angabe nach Spandl 1926 —) derartige Erscheinungen in z. T. noch weit umfassenderem Maße einwandfrei festgestellt wurden.

3. *Asellus aquaticus* L. ssp. *cavernicolus* Rac. (Abb. 27).

Mehrere Populationen (Grande duomo, Grotta nera, Planina, Trebiciano) dieser Höhlenrasse wurden neuerdings von Kosswig (1935, 1936, 1937) auf den Bau ihrer Augen hin untersucht, wobei eine überraschende Variabilität betreffs der Reduktionsform derselben zutage kam. Das vorliegende Material läßt sich in großen Zügen in 6 Gruppen einteilen, die jeweils denselben Grundtypus in ihrer Augenstruktur erkennen lassen, wobei man sich allerdings vergegenwärtigen muß, daß unter den reduziert-äugigen Formen (im weitesten Sinne) kaum 2 Exemplare vorhanden sind, die einander völlig gleichen, und daß gar nicht so selten sogar die beiden Augen eines Tieres verschiedenen Bau zeigen können. Ich gebe im folgenden eine kurze Übersicht über die 6 Typen, wobei ich mich an die Bezeichnungen Kosswigs halte.

1. Normal. Tiere, deren Augen in jeder Weise der oberirdischen Vikariante gleichen, die jedoch Unterschiedlichkeiten im Augenpigment bis zum völligen Schwund desselben aufweisen können.

2. Reduziert (sensu strictu). Die stets pigmentlosen Augen dieser Form unterscheiden sich vom Normaltyp nur durch das mangelnde Lichtbrechungsvermögen der Kristallkörper.

3. Deformiert. In dieser Gruppe wurden alle Formen zusammengefaßt, die neben einer starken Degeneration der Sehzellen noch deutlich lichtbrechende Kristallkörper aufweisen, die indessen mehr oder weniger regellos in dem Augenrudiment verteilt liegen, und deren Anzahl oftmals stark vermehrt oder vermindert ist. Je nachdem, ob die Kerne des Rudiments noch ihre ursprüngliche Form beibehalten haben oder denen der Hypodermis ähneln, kann man zwei deutlich getrennte Untergruppen unterscheiden.

4. Destruiert. Tiere, die denen der vorigen Gruppe im wesenlichen gleichen, deren Kristallkörper aber eine eigenartig eckige Form haben und nicht mehr lichtbrechend sind.

5. Blind. Tiere, deren Augenrudimenten jeglicher Kristallkörperrest fehlt. Nach der Kerngestalt lassen sich die gleichen Untergruppen unterscheiden, wie bei dem Typus „deformiert".

6. Augenlos. Tiere, denen jedes sichtbare Augenrudiment fehlt. Solche Tiere sind in Kosswigs Veröffentlichungen nicht erwähnt, doch findet sich unter den Planinatieren ein größerer Prozentsatz, bei dem im Totalpräparat nichts von einem Augenrest zu erkennen ist. Da die beiden einzigen Tiere, die ich davon im Schnitt untersuchen konnte, aber dennoch Augenreste besitzen, gebe ich das Vorhandensein dieses Typs nur mit Vorbehalt an.

Keine der 4 Populationen birgt alle 6 dieser Typen in sich, und außerdem findet man auch noch deutliche Verschiedenheiten in der prozentualen Häufigkeit derselben an den einzelnen Lokalitäten. Die Verhältnisse lassen sich am besten durch folgende Tabelle [1]) veranschaulichen:

Augenstruktur	Grande duomo	Grotta nera	Planina	Trebiciano
	%	%	%	%
normal	100	90	—	wenige
reduziert	—	2	—	—
deformiert	—	1	46	98
destruiert	—	—	15	—
blind	—	7	8	2
augenlos	—	—	31	—

Durch das freundliche Entgegenkommen von Prof. Kosswig konnte ich eine Anzahl der von ihm nur im Totalpräparat untersuchten Tiere auf die histologische Struktur ihrer Augenrudimente prüfen. Wesentlich Neues kam dabei nicht zutage, doch lassen sich einige zusätzliche Angaben über den Bau derselben machen.

Soweit die Tiere ein im Totalpräparat normal erscheinendes Auge zeigten, konnte ich bei denselben auch keine strukturellen Anomalien, die sich etwa auf die Rhabdomeren und dgl. bezogen hätte, feststellen, obwohl man bei der außerordentlich vielseitigen Variabilität doch auch solche Erscheinungen hätte erwarten können. Danach muß man also vorerst allen Tieren des normalen Typus — von eventuellen Störungen durch Pigmentmangel abgesehen — eine volle Funktionstüchtigkeit ihrer Sehorgane zusprechen.

Vertreter der Typen „reduziert“ und „destruiert“ habe ich leider nicht untersuchen können.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der Tiere vom Typus „deformiert“ zeigen die Kristallkörperreste eine merkwürdige Erscheinung. Bei Anwendung von Anilinblau—Orange G fallen sie nämlich durch eine sehr intensive, goldgelbe Färbung auf, die bei keiner der

1) Diese Angaben beziehen sich nur auf Tiere ohne jedes Körperpigment.

anderen untersuchten Arten jemals beobachtet werden konnte. Man ist wohl berechtigt aus dieser veränderten Aufnahmefähigkeit für Farbstoffe auch auf eine irgendwie andersgeartete Zusammen-

Abb. 27. Augenrudimente von *Asellus aquaticus cavernicolus* im Schnitt. a deformiertes Tier von Trebiciano; b dasselbe aus der Planinahöhe; c, d blinde Formen von Trebiciano; e blindes Planinatier. 850×.

setzung der Kristallkörper zu schließen, so daß sich diese bei deformiertäugigen Formen wohl nur in Form, Zahl und Lage von denen des Ausgangstyps unterscheiden, sondern offenbar auch in Zusammen-

setzung ihrer Grundsubstanz. Eine Ausnahme von dieser Erscheinung machen nur die Tiere, die das Lichtbrechungsvermögen ihrer Krystallkörper eingebüßt haben; bei dieser färben sie sich eigentümlicherweise ebenso wie bei der Normalform.

Kristallogene Zellen oder Reste von diesen lassen sich nur in den seltensten Fällen nachweisen, und den Kristallkörpern anliegende Kerne, wie sie bei *cavaticus* die Regel sind, fehlen so gut wie immer.

Die Korngröße in den einzelnen Rudimenten ist, wie schon erwähnt, durchaus verschieden. Neben solchen Formen, bei denen die Kerne des Augenrudiments diejenigen der Hypodermis an Größe nicht übertreffen, finden sich andere, die noch fast ganz die typische Gestalt und Struktur von Sehzellkernen besitzen. Bei den letzteren ist auch eine ganz charakteristische Randständigkeit der Kerne innerhalb des Organs zu beobachten, die bei der anderen Gruppe in der Regel verloren gegangen ist. Bei den großkernigen Rudimenten ist daher in der Mitte stets ein kernfreier Raum vorhanden, der der ehemaligen Rhabdomerenregion entsprechen dürfte.

Die histologische Struktur der Formen vom Typus „blind" ist bis auf das Fehlen von Kristallkörpern die gleiche.

Die schon von Kosswig erwähnte Degeneration des Sehnerven bei einer Anzahl von Individuen aus der Trebiciano– Population kann ich vollauf bestätigen. Im allgemeinen zeigt sich in diesem Falle neben dem Verschwinden der fibrillären Strukturen auch eine Vermehrung von offenbar dem Neurilemm zugehörigen Zellkernen. Ein absolutes Fehlen oder auch nur eine Unterbrechung des Nerven konnte niemals festgestellt werden.

Von besonderem Interesse war eine bei allen vorliegenden Planinatieren auftretende Erscheinung. Es handelt sich dabei um eine auffallende Veränderung der Ganglienzellkerne des Gehirns. Normalerweise treten die Kerne scharf und dunkel hervor und lassen immer Zwischenräume zwischen sich erkennen. Bei den Planinatieren dagegen sind die Kerne auffallend chromatinärmer, mit schlecht erkennbaren Konturen und dabei so dicht liegend, daß nur hier und da einmal etwas freier Raum zwischen ihnen liegt. Diese merkwürdige Struktur findet sich im ganzen Gehirn, nicht etwa nur im Bereich des Lobus opticus.

Vergleicht man die Augenreduktion dieser Formen mit derjenigen der vorher besprochenen Arten, so kommt man zu dem Ergebnis, daß — abgesehen von den eigenartigen Verhältnissen der

Gattung *Haplophthalmus* — sich eigentlich alle Reduktionstypen ohne sonderliche Schwierigkeiten mit irgendeiner Reduktionsform des *cavernicolus* homologisieren lassen, sofern man von Besonderheiten absieht, die durch die Zugehörigkeit zu anderen Familien gegeben sind; daß andererseits aber auch *cavernicolus*-Typen existieren, für die bisher keine entsprechende Form der Augendegeneration bei einer Höhlenart gefunden wurde, wie z. B. die Typen „destruiert" und „reduziert". Zwischen den Augenrudimenten von *cavaticus* und denen des Typs „deformiert", soweit dieser nicht mehr die große Kernform aufweist, besteht kaum ein wesentlicher Unterschied außer der verschiedenen Affinität der Kristallkörper zu Farbstoffen. Ebenso zeigen die degenerierten Augen der *Androniscus*-Gruppe und die extremsten Typen blinder Planinatiere (vgl. Kosswig, 1937, Abb. 18) keine sonderlichen Differenzen. In dieselbe Kategorie ließe sich auch *Platyarthrus* einordnen, dessen Augenrudimente allerdings einen wesentlich größeren Komplex einnehmen; dieser Unterschied kann aber nicht weiter wundernehmen, wenn man die Abstammung dieser Art von Formen mit relativ großen Augen in Betracht zieht. Auch bei den drei der *Titanethes*-Gruppe zugehörigen Arten stößt man auf keine allzu großen Schwierigkeiten in der Einordnung ihrer Augentypen. *Illyrionethes*, als diejenige Form mit den am wenigsten differenzierten Augenresten würde sowohl, was die Gestalt des Organs wie auch die Struktur seiner Kerne anbetrifft, vorzüglich zu den blinden Formen passen, wie sie Kosswig (1937) in seiner Abb. 9 dargestellt hat. In eben dieselbe Gruppe ließen sich auch die beiden *Titanethes*-Arten einfügen, allerdings mit der Einschränkung, daß für die besonderen plasmatischen Strukturen kein Homologon bei *cavaticus* vorhanden ist. Immerhin ist eine Ähnlichkeit zwischen dem *Titanethes*-Auge und der Kosswigschen Abb. 10 u. 15 (rechts) unverkennbar, und auch für die anderen in dem variablen Smoganicamaterial vorhandenen *Titanethes*-Formen, vor allem auch diejenigen mit lichtbrechenden Kristallkörperresten, läßt sich leicht ein entsprechender Partner bei *cavernicolus* finden. Am wenigsten scheint entschieden noch *Tit. dahli* in diesen Vergleich zu passen, da dessen sehr ausgeprägte Besonderheiten in der Struktur des Augenkolbens nichts Entsprechendes in dem *cavernicolus*-Material gegenübersteht. Gleichwohl läßt sich aber auch hier noch der allgemeine Habitus durchaus noch denselben Tieren vergleichen, denen auch die andere Art der Gattung gleichgestellt werden konnte.

Dieser Vergleich scheint mir vor allem deswegen interessant zu sein, weil er zeigt, wie bei einem im Lauf der Evolution zu erwartenden Homozygotwerden der Anlagen für die Augenreduktion des *cavernicolus*, aus den einzelnen Populationen desselben Rassen bzw. Arten entstehen können, die dann in ihrem einheitlichen Reduktionstypus die gleichen Erscheinungen aufweisen können wie irgendwelche der besprochenen Höhlenarten, für die demnach eine prinzipiell gleiche Entstehung ebenso im Bereich der Möglichkeiten liegt.

E. Diskussion.

Durch die vorstehenden Ergebnisse sind für alle untersuchten Isopoden Augenrudimente nachgewiesen. Die Art der Augenreduktion ist jedoch sehr verschiedenartig, je nachdem welche Teile des Organs besonders in Mitleidenschaft gezogen sind, und in welcher Intensität sich deren Reduktion ausprägt. Ein vollständiger Schwund des gesamten Sehapparates, wie er für eine Anzahl anderer Arthropoden charakteristisch ist, konnte in keinem Falle nachgewiesen werden. Die Arten der *Androniscus*-Gruppe, bei denen man nur noch wenige Zellen in der Augenregion vorfindet, kommen diesem Stadium aber sehr nahe.

Generell lassen sich, wie auch sonst bei reduziertäugigen Tieren, 2 verschiedene Reduktionstypen unterscheiden; einmal ein zentripetaler, bei welchem vor allem das eigentliche Auge rudimentiert erscheint und ein zentrifugaler, bei welchem in erster Linie ein Schwund der nervösen Elemente festzustellen ist. (Die Bezeichnungen „zentrifugal" und „zentripetal" sind dabei recht unglücklich gewählt, da sie von der völlig unbegründeten Vorstellung eines allmählichen Fortschreitens der Reduktion während der Phylogenese in der einen oder anderen Richtung ausgehen. Da sie sich jedoch eingebürgert haben, wurden sie auch hier beibehalten.) Beide Typen finden sich in unserem Material verwirklicht, wenn auch niemals in ganz reiner Ausprägung, denn eine mangelhafte Ausbildung der rezeptorischen Elemente hat stets eine Beziehung auf den nervösen Teil zur Folge, und dasselbe läßt sich im umgekehrten Falle konstatieren. Von einer ausgesprochenen Korrelation zwischen Augen- und Nervenrückbildung kann jedoch nicht die Rede sein. Zeigen doch beispielsweise die sehenden *Asellus*-Arten nur relativ kleine Sehganglien, während Formen wie *Androniscus* bei fast vollständiger Augenreduktion nur geringfügige oder gar keine Differenzen gegenüber ihren sehenden Verwandten aufweisen.

Ebenso wie man bei den oberirdischen Isopoden, entsprechend ihrer systematischen Gruppierung, 3 verschiedene Augentypen, einen *Asellus*-Typ, einen *Trichoniscus*-Typ und einen *Porcellio*-Typ unterscheiden kann, lassen sich auch die Reduktionsmodi bei den blinden Arten in analoger Weise gruppieren. Man kann auch hier von einem *Caecidothea*-, einem *Androniscus*- und einem *Platyarthrus*-Typ sprechen. Daneben finden sich dann innerhalb der Trichonisciden noch die etwas abseits stehenden *Titanethes*- und *Haplophthalmus*-Typen.

Auffällig ist dabei jedoch, daß das Verhältnis der 3 Familien zueinander durchaus nicht das gleiche ist. Bei den normalen Arten nehmen nämlich die Trichonisciden eine vermittelnde Stellung zwischen Aselliden und Onisciden ein, bei den blinden Formen hingegen stehen sich die beiden letzteren bezüglich der Bildung ihrer Augenrudimente deutlich näher als den Trichonisciden. Diese Erscheinung kann natürlich nur als Konvergenz gewertet werden, aber sie zeigt deutlich, daß die Art der Reduktion nur bis zu gewissem Grade durch den Bau des normalen Organs bedingt wird, und daß Arten, die sich von Verwandten mit relativ gut entwickelten Sehorganen herleiten, oft eine viel stärkere Reduktion erfahren als Formen, deren normale Verwandtschaft schlecht ausgebildete Augen zeigt. Innerhalb dieser Gruppen lassen sich dann noch eine Reihe von Differenzen feststellen, die sich im allgemeinen in mäßigen Grenzen bewegen und die einzelnen Arten charakterisieren.

Neben diesen artlich verschiedenen Augenformen konnten dann auch noch eine Reihe von intraspezifischen Unterschieden festgestellt werden. Am allerauffälligsten manifestieren sich diese bei *Asellus aquaticus cavernicolus*, dessen erstaunliche Variationsbreite nahezu alle bei anderen Arten aufgefundenen Reduktionsformen in sich einschließt. Ähnliche Verhältnisse, wenn auch in engeren Grenzen, zeigt *Asellus cavaticus*. Bei den Trichonisciden zeigt die Smoganica-Population von *Titanethes albus* deutliche Unterschiede in der Augenstruktur, während eine benachbarte Population einen völlig einheitlichen Reduktionsmodus zeigt. Auch die Kristallkörper von *Platyarthrus hoffmannseggi* sind einer weitgehenden Variabilität unterworfen und können nicht selten sogar gänzlich fehlen.

Dabei sind diese Differenzen innerhalb einer Art keineswegs immer in Form geographisch getrennter Rassen verteilt, sondern meistenteils im bunten Durcheinander innerhalb ein und derselben engbegrenzten Population vertreten. Lediglich bei *A. a. cavernicolus*

zeigen die verschiedenen Populationen auch deutliche Verschiedenheiten in der Rückbildung der Augen, aber diese Unterschiede sind z. T. nur quantitativer Natur, insofern nämlich, als bei ihnen zwar vielfach fast die gleichen Typen auftreten, aber deren Häufigkeit an den einzelnen Lokalitäten verschieden ist. Es besteht demnach aller Grund, zumal eine Verbindung zwischen den einzelnen Gruppen praktisch nicht existiert, in diesen Populationen wenigstens Rassen in statu nascendi zu sehen, deren regelmäßige Kontrolle in gewissen Zeitabständen sich unter Umständen sehr lohnend gestalten würde, da hier die Möglichkeit gegeben wäre, die Umwandlung zu einer Höhlenrasse in allen Stadien zu studieren.

Die Unterschiede innerhalb der anderen untersuchten Arten liegen allesamt innerhalb der Variationsbreite einer Population.

Versucht man, von diesen Tatsachen aus den Prinzipien für die Evolution dieser Formen näher zu treten, so kommt man zwangsläufig zu ganz anderen Ergebnissen, als sie seit langem von fast allen Autoren, die sich mit dem Höhlentierproblem befaßten, immer wieder vorgebracht wurden. Man war bisher ganz allgemein der Ansicht, daß die sog. negativen Höhlentiermerkmale, also Pigmentmangel und Augenlosigkeit, eine Folgeerscheinung des Aufenthaltes in dem lichtlosen Biotop bzw. sogar eine Anpassung an dasselbe darstellten. Die Reduktion von Pigment und Sehapparat sollte sich im Verlauf des Höhlenlebens allmählich unter der Einwirkung der veränderten Außenbedingungen entwickelt haben. Diese Erscheinungen sollen dementsprechend auch bei den Bewohnern der noch schwach belichteten Zone nahe dem Höhleneingang bedeutend langsamer und unvollständiger vonstatten gehen als bei den Formen der subterranen Region. Außerdem sollte auch der Ausfall eines so wichtigen Organs, wie es das Auge darstellt, zur Heranbildung von kompensatorischen Sinnesorganen führen, wobei es gleichgültig ist, ob es sich dabei um die Neubildung eines Organs oder nur um hypertrophe Ausbildung eines bereits vorhandenen handelt.

Da nun diese Erscheinungen, vor allem die Augenlosigkeit, häufig Artmerkmale darstellen und demgemäß als erblich fixiert betrachtet werden müssen, scheinen die Höhlentiere den Vertretern eines lamarckistischen Evolutionsgedankens recht zu geben und damit im Gegensatz zu den genetischen Anschauungen über die Artentstehung zu stehen.

Erst Kosswig (1935, 1936, 1937) hat kürzlich in mehreren Arbeiten darauf hingewiesen, daß auch für die Kavernikolen keine

Veranlassung besteht, andere Entstehungsprinzipien anzunehmen, als sie auch sonst im Evolutionsgeschehen wirksam sind. Er konnte zeigen, daß die bei einer Reihe von Höhlentieren (*Asellus aquaticus cavernicolus*, *Hypogastrura armata*, *Stygicola dentatus*, *Lucifuga subterraneus*) aufgefundene Variabilität sich kaum mit einer von Außenfaktoren induzierten Rückbildung vereinen läßt, sondern daß die dort gefundenen Verhältnisse viel besser durch das Erhaltenbleiben von den Höhlentiermerkmalen entsprechenden Mutanten erklärt werden können, die oberirdisch, dank ihres dort negativen Selektionswertes, sehr bald der Vernichtung anheim gefallen wären. Kosswig lehnt deshalb auch für die Höhlentiere eine lamarckistische Interpretation ab und erklärt deren Zustandekommen durch die auch sonst im Artbildungsprozeß gültigen Prinzipien der Selektion und Isolation im Zusammenwirken mit zufälligen, richtungslosen und dazu vielfach phänotypisch stark hervortretenden Mutationsschritten.

Ähnliche Anschauungen wurden neuerdings von Vandel (1938) auf Grund genetischer Untersuchungen an *Trichoniscus*, in deren Verlauf das Auftreten leucistischer Mutanten erwiesen werden konnte, entwickelt.

Das Auffinden von einigen weiteren bezüglich der Augenausbildung variablen Höhlenformen im vorliegenden Material paßt bestens zu dieser Annahme.

Nach Kosswigs Theorie sollte man nun aber neben der intraspezifischen, auch eine weitgehende interspezifische Variabilität erwarten, denn es ist nicht einzusehen, warum dem Augenverlust aller verschiedenen Formen einer Verwandtschaftsgruppe stets dieselbe Mutation zugrunde liegen sollte. Man dürfte sogar erwarten, daß in einigen Fällen auch bei typischen Kavernikolen die Augen als funktionstüchtige Organe erhalten bleiben. Tatsächlich findet sich in unserem Material auch diese Erwartung verwirklicht. Die verschiedenen Arten der Trichoniscidae zeigen bezüglich der Augenreduktion bei hoher Konstanz innerhalb der Art zahlreiche Unterschiede, die schwerlich an Hand lamarckistischer Gedankengänge verstanden werden können. In *Haplophthalmus stygivagus* liegt uns sogar eine Höhlenspezies vor, die im Besitz wohlpigmentierter und funktionsfähiger Augen ist, die sich in nichts von denen ihres oberirdischen Verwandten *Hapl. danicus* unterscheiden.

Ein noch weit instruktiveres Beispiel dieser Art dürfte der vor kurzem von Absolon und Strouhal (1932) beschriebene *Protonethes*

ocellatus darstellen. *Protonethes* ist ein naher Verwandter der Gattung *Titanethes*, also einer Isopodengruppe, die, da nahe oberirdische Verwandte bei ihr nicht da sind, mit Recht als ein relativ alter Höhlentypus angesprochen werden kann. Nichtsdestoweniger finden wir bei ihm ein Auge, das, der Abbildung nach zu urteilen, in nichts hinter dem irgendeines oberirdischen Verwandten zurücksteht.

Analoge Formen sind auch aus anderen Tiergruppen bekannt geworden. Ich nenne hier nur folgende:

Leptoneta convexa Sim. (Arachn.), *Diplocephalus lusiscus* Sim. (dgl.), *Moraria varica* Gräber (Copepoda), *Cyclops crinitus* Gräber (dgl.), *Cyclops unisetiger* Gräber (dgl.), *Cyclops kieferi* Chappuis (dgl.), *Barbouria poeyi* Rathb. (Crust.), *Atheta subcavicola* Bris. (Coleopt.), *Hydraena cavernicola* Jeannel (dgl.), *Phora aptina* Schiner (Dipt.), *Limosina racovitzai* Bezzi (dgl.).

Die gleiche Erscheinung wird von Vandel (1938) noch für folgende weitere Isopodenarten angegeben: *Hyloniscus pugionum* Verh., *Hyloniscus crassicornis* Verh., *Spiloniscus gachassini* Giard., *Spiloniscus fragilis rhar-ahdidi* Rac., *Spiloniscus fragilis rhar-el-bazi* Rac., *Spiloniscus stammeri* Verh., *Oritoniscus pyrenaeus* Rac.

Bei den beiden *Hyloniscus*-Spezies ist sogar die normale Pigmentierung erhalten.

Sie zeigen, daß derartige Fälle durchaus nicht so selten sind, wie man gemeinhin annimmt. Neben diesen echten Kavernikolen, die trotz ihrer Lebensweise funktionstüchtige Augen haben, gibt es natürlich noch eine Fülle von mehr oder weniger fakultativen Höhlenbewohnern, die, obwohl ihre in den Höhlen lebenden Populationen sicher vielfach kaum noch in nennenswerter Verbindung mit den oberirdischen stehen, nur selten Abweichungen vom Normaltypus zeigen.

Das Auftreten solcher gut geäugten echten Höhlenbewohner ist, zumal nahe Verwandte oft unter den gleichen Verhältnissen blind sind, unvereinbar mit einer lamarckistischen Auffassung, und es ist nichts damit gewonnen, wenn man solche Tiere einfach nicht als echte Troglobionten anerkennt, wie dies Jeannel (1926) für *Phora aptina* tut (mais ne peut cependant pas être taxé de troglobie, quoique il ne se trouve pas en dehors des grottes [!]). Schließlich ist doch bei der Frage, ob eine Art als kavernikol im eigentlichen Sinne bezeichnet werden kann, nur ihr regelmäßiges Vorkommen und nicht ihre Morphologie maßgebend.

Es ist von lamarckistischer Seite verschiedentlich versucht worden, diese Unstimmigkeiten durch ein verschiedenes Alter der betreffenden Höhlenformen oder auch durch einen wechselnden Konservatismus der einzelnen Arten zu erklären. Das letztgenannte Argument ist dabei schon deswegen höchst unbefriedigend, weil es eigentlich letzten Endes nur die Feststellung einer Tatsache bedeutet, die nichts erklärt, am allerwenigsten weshalb sich denn nun nächstverwandte Arten, ja selbst Tiere der gleichen Art so verschieden „konservativ" verhalten. Sieht man aber von dieser außerordentlich wechselnden Reaktion auf das Höhlenleben ab, so ist mit der verschieden langen Dauer des Höhlenlebens allerhöchstens ein geringer Prozentsatz der Fälle erklärbar, während in vielen anderen, wie z. B. bei dem schon erwähnten *Protonethes* eine solche Erklärungsmöglichkeit versagt. Völlig unerklärlich wäre schließlich der bei dem Fischgenus *Chologaster* vorliegende Fall, wo die unterirdischen Arten eine bei weitem besser entwickelte Retina aufweisen, als die oberirdisch lebende Art.

Andererseits haben wir in *Platyarthrus hoffmannseggi* eine Art vor uns, die, obwohl sie alle die für eine typische Höhlenart postulierten Merkmale in schönster Ausprägung zeigt, überhaupt nicht troglobiont ist, sondern in Ameisennestern lebt. Man könnte versucht sein, auch hier von einer zumindesten mikrokavernikolen Lebensweise zu sprechen, für deren Entstehung dieselben Prinzipien, wie sie für die Höhlentiere geltend gemacht werden, verantwortlich zu machen sind. Vom lamarckistischen Standpunkt aus kann man dieser Ansicht kaum beipflichten, denn *Platyarthrus* lebt, obwohl er ausgesprochen lichtscheu ist — eine Eigenschaft, die er durchaus mit seinen geäugten Verwandten teilt — keineswegs wie die echten Höhlenbewohner in absoluter Finsternis. Man kann ihn nachts auch außerhalb der Nester antreffen, und schon allein sein Vorkommen in den doch nur während einer beschränkten Zeit bestehenden Ameisennestern spricht gleichfalls für oberirdische Wanderungen; diese Annahme wird auch durch gelegentliche Funde in Maulwurfsnestern (Mühlmann unpubl.) gestützt. Er dürfte also praktisch wohl ebensowenig bzw. ebensosehr dem Licht ausgesetzt sein wie seine ja auch nächtlich lebenden sehenden Verwandten. Auch wäre völlig unverständlich, warum sich nicht dieselben Ausfallserscheinungen auch bei den anderen Myrmekophilen ebenso bemerkbar machen sollten. Zu der Theorie Kosswigs steht dagegen auch dieser Fall in keinem Gegensatz. In diesem Zusammenhang sei noch auf

eine andere Erscheinung hingewiesen, die mit einer ökologischen Bedingtheit solcher Ausfallserscheinungen nicht in Einklang zu bringen ist. Es treten nämlich gar nicht so selten Formen auf, bei denen zugleich mit einer Atrophierung eines Teils des Auges eine hypertrophe Entwicklung eines andern Teils zu verzeichnen ist. Diese ist dann entweder, wie bei dem stark vermehrten Kristallkörper mancher *A.* ssp. *cavernicolus*-Individuen bedeutungslos oder, in anderen Fällen, geeignet einen Ausgleich herbeizuführen, wie man das im Falle der *Haplophthalmus*-Arten wohl erwarten darf. Auf die gleiche Erscheinung bei *Cylindroiulus*-Arten (Diplopoda) wird schon von Langner (1937) hingewiesen, die ebenfalls ein Zustandekommen derselben unter dem Einfluß ökologischer Faktoren für sehr unwahrscheinlich hält.

Auch Mühlmann (1938) erwähnt eine ähnliche Erscheinung bei der unterirdischen Rasse von *Gamarus pulex* aus Harzer Bergwerken, deren Augen zuweilen infolge Auflockerung des Ommatidienverbandes eine Vergrößerung ihres Areals erfahren.

Eine weitere Stütze erfährt die genetische Interpretation durch die Tatsache, daß mutative Veränderungen der Augenstruktur schon verschiedentlich im Experiment nachgewiesen werden konnten. Es ist dabei weniger an solche Mutanten gedacht, die lediglich durch den Schwund des Augenpigments charakterisiert sind; solche sind ja bereits bei einer Fülle von Arten aus den verschiedensten systematischen Kategorien bekannt geworden und scheinen offenbar zu den am häufigsten beobachteten Mutationen überhaupt zu gehören. Auch für eine ganze Reihe von Isopodenarten konnten solche nachgewiesen werden: *Asellus aquaticus*, *Oniscus asellus*, *Armadillidium ohdneri* (Kosswig, 1935), *Trichoniscus elisabethae* (Vandel, 1936, 1938) und *Porcellio scaber* (Brandt, 1871). Viel wichtiger aber erscheinen in diesem Zusammenhang Fälle, in denen die Augenstruktur selbst mutativ verändert worden ist. In erster Linie sind hier die *Drosophila*-Mutanten Bar, Baroid und eyeless zu nennen, wobei von besonderem Interesse ist, daß es sich bei den beiden erstgenannten nicht um Faktormutationen, sondern um Chromosomenaberrationen handelt. Wie neuerdings durch die Speicheldrüsenmethode einwandfrei erwiesen wurde, wird Bar durch Duplikation eines kleinen, bestimmten Abschnitts im X-Chromosom hervorgerufen, Baroid kommt auf etwas kompliziertere Weise durch eine kleine Translokation in dieselbe Region zustande. Eyeless, im IV. Chromosom gelegen, scheint dagegen eine Faktormutation zu sein, die indes auch in mancher Beziehung

ihre Besonderheiten hat. Vor allem ist hier auf die außerordentliche Variabilität in der Ausprägung des eyeless-Faktors aufmerksam zu machen, der zum Teil durch Modifikatoren bedingt wird, zum Teil aber wohl auch rein umweltinduziert ist. So kommen in einer reinen eyeless-Kultur neben Fliegen mit zwar verkleinerten, aber normal funktionsfähigen Augen auch solche vor, die nur noch 2 bis 3 Facetten besitzen oder sogar das Auge nebst dem ihm innen anliegenden äußersten Ganglion völlig reduziert haben. Neuere Untersuchungen scheinen zudem darauf hinzuweisen, daß mehrere eyeless-Faktoren existieren, die zueinander nicht homolog sind.

Außer bei *Drosophila* sind noch bei *Gammarus chevreuxi*, also einer den Isopoden nicht allzu fern stehenden Art, derartige Mutanten nachgewiesen worden (Sexton u. Clark, 1936). Hier scheint die Degeneration derart vor sich zu gehen, daß der ursprünglich von den Ommatidien erfüllte Raum fast vollständig von den wuchernden interstitiellen Zellen eingenommen wird. Durch den Nachweis solcher Mutanten ist eindeutig erwiesen, daß die für die Entstehung von Höhlentiermerkmalen notwendigen Mutationsschritte tatsächlich unter normalen Lebensbedingungen auftreten, so daß auch von dieser Seite aus keine Schwierigkeit mehr für eine genetische Interpretation ihres Zustandekommens besteht.

In diesem Zusammenhang dürfte es vielleicht auch nicht unwesentlich sein, darauf hinzuweisen, daß — lediglich durch Rekombination bereits vorhandener Mutanten — sich unschwer eine „Höhlen-*Drosophila*“ herstellen ließe, die nicht nur in den entsprechenden negativen Merkmalen — also Reduktion von Pigment, Augen und Flügeln —, sondern darüber hinaus auch durch „kompensatorisch“ verlängerte Borsten voll und ganz dem Typ eines Kavernikolen entspräche.

Was die kompensatorischen Sinnesorgane anbetrifft, die in der Beweisführung von lamarckistischer Seite aus stets eine große Rolle spielen, so sind für die Isopoden solche bisher nur von Wenig (1903) angegeben worden. Nachdem nunmehr gezeigt werden konnte, daß es sich hier in Wirklichkeit anstatt um Statocysten um die degenerierten Augen dieser Arten bzw. um eine überhaupt nicht erkennbar innervierte Drüse handelt, ist demnach für die Isopoden kein gesichertes Beispiel hierfür mehr bekannt. Dagegen dürfte in diesem Zusammenhang eine Angabe von Leydig (1878) von Interesse sein, der an den ersten Antennen von *Asellus aquaticus* 4 bis 5 Riechzapfen, bei seinem blinden Verwandten *A. cavaticus* hingegen nur

2 3 fand. Ähnliche Angaben macht auch Vejdovsky (1905) über *Bathyonyx de vismesi* Vejd. Es kann also sehr wohl auch das Gegenteil eines Kompenses in Erscheinung treten.

Zusammenfassend kann also gesagt werden, daß für eine Interpretation des Zustandekommens der negativen Höhlentiermerkmale, speziell der Augenlosigkeit bei Isopoden, die Theorie Kosswigs den Vorzug verdient, da alle bisher von dieser Gruppe bekanntgewordenen Tatsachen sich leicht in dieselbe einfügen. Dagegen würde der Versuch einer lamarckistischen Erklärung auf große Schwierigkeiten stoßen.

Da, abgesehen von den Isopoden, erst wenige exakte Untersuchungen bezüglich der Variabilität von Kavernikolen vorliegen (Chevreux, Harms, Jeannel, Kosswig, Mühlmann, Parker) bleibt die Entscheidung, ob sich die Kosswigsche Theorie auch auf die anderen Troglobiontengruppen wird ausdehnen lassen, weiteren Untersuchungen überlassen; doch hat man schon jetzt trotz des noch geringen Tatsachenmaterials Anlaß anzunehmen, daß sie sich ganz zwanglos auch auf diese wird übertragen lassen.

F. Zusammenfassung.

1. Verschiedene geäugte Isopoden aus den Familien der Trichoniscіden, Onisciden, Porcellioniden und Aselliden wurden auf ihre Augenstruktur untersucht. Das Auge besteht im wesentlichen aus Cornea, Kristallkörper und Retinulazellen.

2. Bei *Oniscus* und *Porcellio* sind außerdem Cuticularlinsen und Pigmentzellen vorhanden.

3. Die Kristallkörper sind bei den Oniscoideen stets zweiteilig, bei *Asellus* kommen auch drei- und vierteilige vor.

4. Die kristallogenen Zellen sind stets weitgehend rückgebildet.

5. Die Anzahl der Retinulazellen beträgt sieben; bei *Oniscus* ist sie auf vierzehn verdoppelt.

6. Die Retinulazellen tragen dreieckige, nicht miteinander verschmolzene Rhabdomeren.

7. Die Sehzentren sind bei den Oniscoideen relativ gut entwickelt und durch Chiasmata verbunden; bei den Aselloten sind sie schwächer entwickelt, und es fehlt das Chiasma internum.

8. Den Augen der Gattung *Haplophthalmus* fehlt der Kristallkörper; sie besitzen aber eine stark entwickelte Cornealinse.

9. Blinde Isopoden aus den Familien der Trichoniscidae, Porcellionidae und Aselliden wurden auf ihre Augenstruktur untersucht. Bei allen sind noch Augenrudimente vorhanden.

10. Kristallkörper konnten bei *Titanethes albus*, *Platyarthrus hoffmannseggi*, *Asellus cavaticus* und *Asellus* ssp. *cavernicolus* in stark wechelnder Zahl nachgewiesen werden.

11. Das Augenrudiment von *Titanethes*, *Illyrionethes* und den meisten Individuen von *As.* ssp. *cavernicolus* besitzt eine funktionsfähige Innervierung.

12. Bei *Asellus cavaticus* konnte eine zusätzliche postnatale Reduktion wahrscheinlich gemacht werden.

13. Die Arten *Titanethes albus*, *Platyarthrus hoffmannseggi*, *Asellus cavaticus* und *Asellus* ssp. *cavernicolus* zeigen eine deutliche Variabilität in der Struktur ihrer Augenrudimente. Diese zeigt in den einzelnen Populationen von *Titanethes albus* und *Asellus* ssp. *cavernicolus* quantitative und qualitative Unterschiede.

14. Eine Korrelation in der Rückbildung einzelner Elemente des Auges oder zwischen den rezeptorischen und nervösen Teilen des Sehapparates besteht nicht.

15. Eine Beziehung zwischen Dauer des Höhlenlebens und Intensität der Reduktion ist offensichtlich nicht vorhanden.

16. Bei einer Interpretation der Augenrückbildung der blinden Isopoden verdient die genetische Theorie den Vorzug.

Die vorliegende Arbeit wurde im Biologischen Institut der Technischen Hochschule Braunschweig begonnen. Dem damaligen Direktor des Instituts, meinem verehrten Lehrer Prof. Dr. C. Kosswig, danke ich für die Anregung hierzu, sowie für die stete, weitgehende Anteilnahme am Fortgang meiner Untersuchungen aufs herzlichste. Nach meiner Übersiedlung nach Berlin konnte ich meine Arbeiten durch das freundliche Entgegenkommen von Frau Prof. Dr. P. Hertwig am Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung der Universität fortsetzen, wofür ich ihr zu größtem Dank verpflichtet bin. Für die liebenswürdige Überlassung eines Arbeitsplatzes habe ich dem Direktor des Instituts, Herrn Prof. Dr. Kappert zu danken, ebenso Herrn Dr. H. Breider, Müncheberg, für weitgehende Unterstützung meiner Arbeiten.

Literaturverzeichnis.

Absolon, K. u. H. Strouhal, 1933, Protonethes ocellatus n. gen. n. sp., ein neuer Höhlentrichoniscide. Zool. Anz. **101**.

Beddard, F., 1888, On the minute strukture of the eye in certain Cymothoidae. Trans. R. S. Edinburgh. **33**.

Brandt, E., 1871, Ueber den Albinismus bei der Kellerassel (Porcellio scaber). Hor. Soc. Ent. Ross. **8**.

Chappuis, P. A., 1922, Die Fauna der unterirdischen Gewässer der Umgebung von Basel. Arch. f. Hydrobiol. **14**. Stuttgart.

Chevreux, E., 1913, Crustacées, II. Amphipoda. Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique Orientale (1911—1912). Paris.

Eaton, A. E., 1882, Note on Platyarthrus hoffmannseggi Brandt, and Helleria brevicornis Ebner, terrestial Isopoda. Ann. Nat. Hist. **10**.

Eggert, B., 1927, Beitrag zur Rückbildung der Augen der Isopoden — Familie Cymothoa. Zool. Anz. **73**.

Gräber, H., 1933, Über die Gehirne der Amphipoden und Isopoden. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **26**.

Hanström, B., 1924, Über die Gehirne, insbesondere die Sehganglien der Crustaceen. Ark. Zool. **16**.

Harms, W., 1921, Das rudimentäre Sehorgan eines Höhlendekapoden Munidopsis polymorpha Kalbel. Zool. Anz. **52**.

Henke, K., 1930, Die Lichtorientierung und die Bedingungen der Lichtstimmung bei der Rollassel Armadillidium cinereum Zenker. Z. vergl. Physiol. **13**.

Hesse, R., 1901, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. Von den Arthropodenaugen. Z. wiss. Zool. **70**.

Jeannel, R., 1926, Faune cavernicole de la France. Paris.

Kosswig, C., 1934, Über bislang unbekannte Sinnesorgane bei dem blinden Höhlenfisch Stygicola dentatus J. Verh. dtsch. zool. Ges. **36**.

—, 1935, Die Evolution von Anpassungsmerkmalen bei Höhlentieren in genetischer Betrachtung. Zool. Anz. **112**.

Kosswig, C. u. E. Kosswig, 1936, Über Augenrück- und Mißbildung bei Asellus aquaticus cavernicolus. Verh. dtsch. zool. Ges.

Kosswig, C., 1936, Über die Variabilität bei Höhlentieren. Mitt. Höhlen- und Karstforschung.

—, 1937, Betrachtungen und Experimente über die Entstehung von Höhlentierenmerkmalen. Züchter **9**.

Langner, E., 1937, Untersuchungen an Tegument und Epidermis bei Diplopoden. Zool. Jb., Anat. u. Ontog. **63**.

Leydig, F., 1878, Ueber Amphipoden und Isopoden. Z. wiss. Zool. **30**.

v. Mehely, 1927, Gibt es zweiäugige Trichonisciden? Zool. Anz **72**.

Mühlmann, H., 1938, Variationsstatistische Untersuchungen und Beobachtungen an unter- und oberirdischen Populationen von Gammarus pulex L. Zool. Anz. **122**.

Packard, A. S., 1884, On the strukture of the brain of the sessile-eyed Crustacea. I. The brain of Asellus and the eyeless form Caecidothea. Mem. Nat. Acad. Sci. **3**.

—, 1888, The cave fauna of North-Amerika with remarks on the anatomy of the brain and origin of the blind spezies. Ibid. **4**.

Parker, S. H., 1890, The eyes in blind crayfishes. Bull. Mus. Comp. Zool. Havard Coll. **20**.

Sexton, E. W. und A. R. Clark, (1912—1936), A summary of the work on the amphipod Gammarus chevreuxi Sexton carried out at the Plymouth laboratory. J. Mar. Biol. Assoc. U. Kingd., N. s. **21**.

Spandl, H., 1926, Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. Wien.

Vandel, A., 1936. Apparition de mutations albines chez Trichoniscus (Spiloniscus) elisabethae Herold, et leur comportement héréditaire. C. r. Acad. Sci. Paris **203**.

—, 1938, Contribution a la génétique des Isopodes du genre Trichoniscus. I. Les mutations Alba et Pallida de Trichoniscus (Spiloniscus) elisabethae Herold et l'origine des formes cavernicoles. Bull. biol. **72**.

Vejdovsky, T., 1905, Über einige Süßwasseramphipoden. III. Die Augenreduktion bei einem neuen Gammariden aus Island und über Niphargus caspary Pratz aus dem Brunnen von München. Sitzgsber. d. böhm. Ges. Wiss., Prag.

Walker, R., 1935, The central nervous system of Oniscus (Isopoda). J. comp. Neur. **62**.

Wenig, J., 1903, Über neue Sinnesorgane bei Isopoden. Sitzgsber. böhm. Ges. Wien. Math.-naturwiss. Kl.

Zeichenerklärung der Abbildungen.

A Auge
Ar Augenrudiment
B Basalmembran
Bm Bauchmark
C Cuticula
Che Chiasma externum
Chi Chiasma internum
Cl Cornealinse
CZ Corneagene Zelle
Hy Hypodermis
K (bzw. k) Kern (bzw. kern)
KK Kristallkörper
KZ Krystallogene Zelle
Lg Lamina ganglionaris
M Muskulatur
Me Medulla externa
Mi Medulla interna
N Nervus opticus
Ne Neurilemm
Oe Ösophagus
Pz Pigmentzelle
Psf Pseudofrontalorgan
Rh Rhabdomer
SD Drüse im Seitenlappen
Sl Seitenlappen
Stl Stirnlappen
Sto Stirnorgan
SZ Sehzelle

Tafelerklärung.

Tafel 12.

Fig. 1. Längsschnitt durch das Auge von *Haplophthalmus stygivagus*. Hämatoxylin-Azan. 1000×.

Fig. 2. Längsschnitt durch das depigmentierte Auge von *Haplophthalmus stygivagus*. Hämatoxylin-Azan. 1000×.

Fig. 3. Querschnitt durch den Stirnlappen von *Titanethes dahli*. Hämatoxylin-Azan. 150×.

Fig. 4. Querschnitt durch das Augenrudiment von *Titanethes dahli*. Hämatoxylin-Azan. 400×.

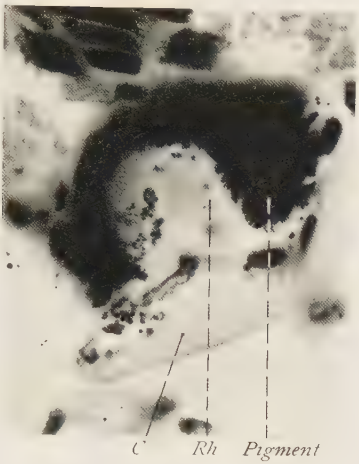
Tafel 13.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Lamina ganglionaris von *Titanethes albus*. Hämatoxylin-Eosin. 400×.

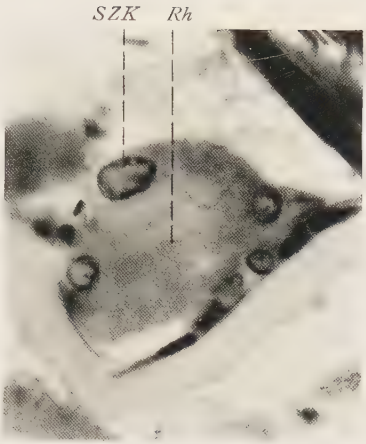
Fig. 6. Längsschnitt durch Augenrudiment eines *Titanethes albus* aus der Postumia-Population. Hämatoxylin-Eosin. 400×.

Fig. 7. Ommatidium von *Oniscus* quer in die Rhabdomerenregion. Hämatoxylin. Pigmentiert! 1000×.

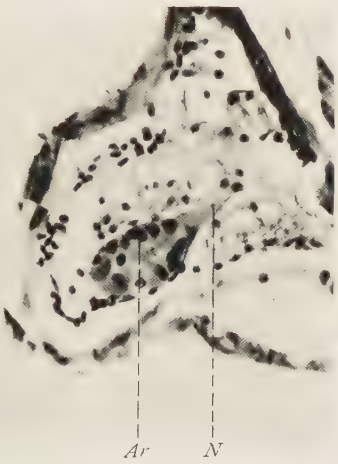
Fig. 8. Horizontalschnitt durch die Augenregion eines *Platyarthrus hoffmannseggi* ohne Kristallkörperreste. Eosin-Hämatoxylin. 300×.



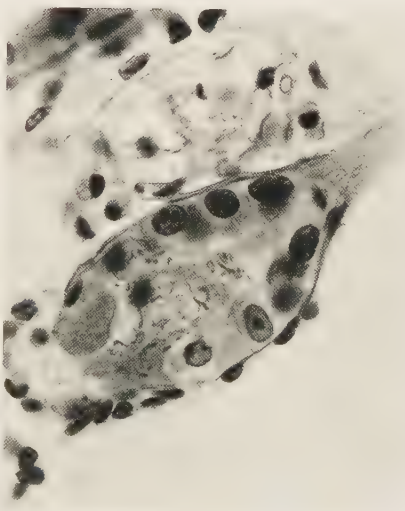
1



2



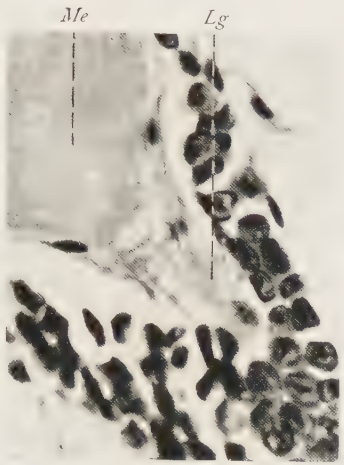
3



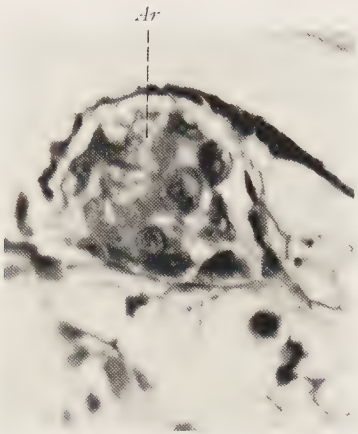
4

de Lattin.

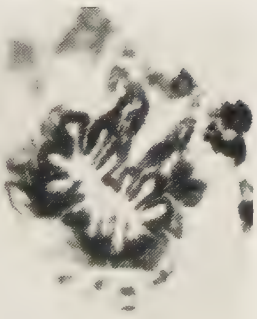
VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA



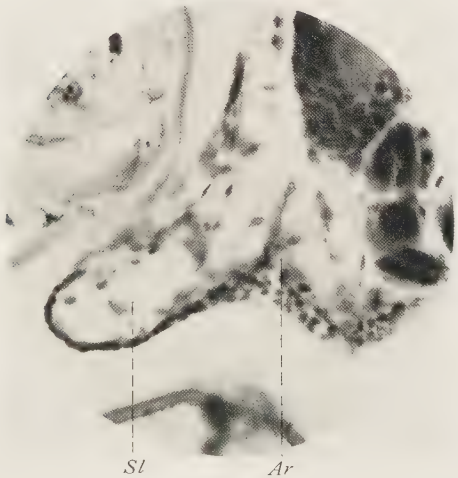
5



6



7



8

de Lattin.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

Lebenslauf.

Geboren wurde ich, Gustaf de Lattin, am 9. Juli 1913 als Sohn des Architekten Prof. Julius de Lattin und seiner Ehefrau Fanny, geb. Moortgat zu Antwerpen (Belgien). Gegen Ende des Weltkrieges mußte unsere Familie nach Deutschland flüchten und fand in Wolfenbüttel eine zweite Heimat. Hier besuchte ich die Staatliche Große Schule (Reformrealgymnasium), an der ich Ostern 1932 die Reifeprüfung bestand. Vom Frühjahr 1934 ab studierte ich an der Technischen Hochschule zu Braunschweig und seit Herbst 1937 an der Friedrich-Wilhelms-Universität in Berlin Zoologie, Genetik und Botanik, wo ich am 18. Mai 1938 die Doktorprüfung bestand.